

UNIVERSIDADE DO ESTADO DE MATO GROSSO
CAMPUS DE NOVA XAVANTINA
PPG - ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO

ANDREZZA SAYURI VICTORIANO HIROTA

EFEITO DA INTERMITÊNCIA SOBRE A DINÂMICA TEMPORAL DA
METACOMUNIDADE DE EPHEMEROPTERA EM RIACHOS

Nova Xavantina
Março, 2017

ANDREZZA SAYURI VICTORIANO HIROTA

EFEITO DA INTERMITÊNCIA SOBRE A DINÂMICA TEMPORAL DA
METACOMUNIDADE DE EPHEMEROPTERA EM RIACHOS

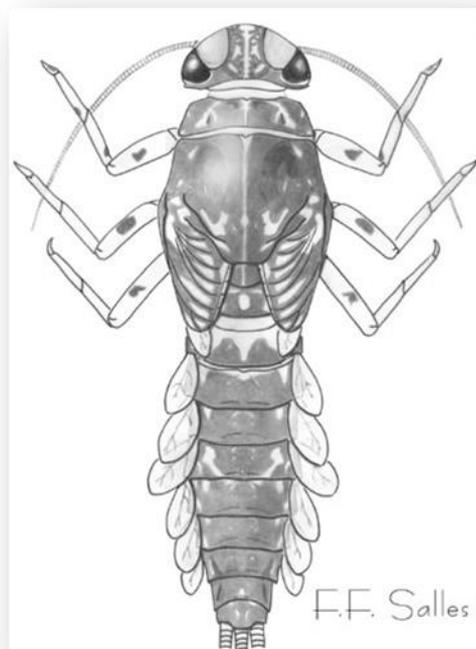
Dissertação apresentada à Universidade do Estado de Mato Grosso, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, para obtenção do título de *Mestre*.

Orientadora: Helena Soares R. Cabette.

Co-orientador: Frederico Falcão Salles.



Nova Xavantina
Mato Grosso, Brasil
Março, 2017



“A minha mãe, que apesar das dificuldades nunca mediu esforços para que eu pudesse dedicar aos estudos.”

Agradecimentos

A minha mãe, Maria Rosa, meu irmão Marcelo Cabral que sempre foram meus exemplos e me incentivaram a continuar os estudos.....a minha família, que mesmo com minhas ausências, sempre me deram força, compreenderam e acreditaram no meu esforço...

Agradeço.

Aos meus avós que sempre compreenderam minha ausência e sempre torceram por mim.

As minhas maridas e irmãs por entender a ausência e a distância, Victoria Carolina e Valdirene Gomes... obrigada pelos conselhos, pela paciência, pelas palavras de incentivo.

A minha orientadora Helena Cabette, conselheira de todos os momentos, exemplo de pessoa. Obrigada por acreditar no potencial de cada um de nós... por ter nos dado a possibilidade de conhecer o mundo da pesquisa.

Ao meu co-orientador Fred, por sua imensa paciência, simplicidade e humildade. Obrigada pelas ideias, ensinamentos e oportunidades. Agradeço infinitamente por ter conhecido você!

Ao Denis que considero meu segundo co-orientador, por me ajudar nos momentos que mais precisei. Obrigada por tudo e por aturar meus momentos de stress que não foram poucos e me incentivar a continuar..... Sem você essa dissertação não sairia!

Aos membros do Laboratório de Hidroecologia (LAHECO) pelas análises da água e principalmente o Ricardo pelas sugestões com o uso dos dados.

A minha parceira de trabalho e amiga Paula Barros por me acolher nos momentos difíceis, aguentar minhas inseguranças e angústias, mesmo assim sempre estava com sorriso lindo estampado no rosto.

Aos membros do Laboratório de Entomologia da UNEMAT, principalmente os que contribuíram com a identificação dos efêmeros, Mariana Pavan, Pedro Henrique e em especial a Nubia Giehl que mesmo com todas as atribulações do dia-a-dia, alergias ela sempre estava pronta a nos ajudar de alguma forma. Eterno obrigado Núbia!

Aos amigos de turma, Marluci, James, Raony, Carmino, Carlos, Rogério, Ratinho, Jefferson, Daiele, Karen e demais amigos que estiveram presentes nesse processo, participando das intermináveis discussões sobre a dificuldade em fazer um mestrado e principalmente pelo apoio nos dias que compartilhamos risadas e a boa cerveja gelada!

Aos membros da banca pela disposição e sugestões.

A todos que contribuíram direta ou indiretamente com esse trabalho e com minha formação profissional e pessoal.

Muito obrigada!

Sumário

Resumo	2
Introdução	4
Material e métodos	8
Área de estudo	8
Procedimentos de coleta e identificação	9
Variáveis climáticas, físico-químicas e substratos.....	10
Análise dos dados	11
Resultados.....	13
Convergência temporal	16
Divergência temporal.....	17
Discussão	23
Agradecimentos	27
Referências	28
Material Suplementar	35

**Efeito da intermitência sobre a dinâmica temporal da metacomunidade de
Ephemeroptera em riachos**

Citações e referências bibliográficas apresentadas de acordo com as normas da Revista
Hydrobiologia, disponível em
<http://www.springer.com/life+sciences/ecology/journal/10750>

**Efeito da intermitência sobre a dinâmica temporal da metacomunidade de
Ephemeroptera (Insecta) em riachos**

Andrezza Sayuri Victoriano Hirota¹, Denis Silva Nogueira², Frederico Falcão Salles³,
Ricardo Keichi Umetsu⁴ e Helena Soares Ramos Cabette⁵

¹ Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade do Estado de Mato Grosso - UNEMAT, Caixa Postal 08, 78690-000, Nova Xavantina, MT, Brasil. Email: victoriano.ash@gmail.com.

² Laboratório de Ecologia Vegetal, Universidade do Estado de Mato Grosso - UNEMAT, Nova Xavantina, MT, Brasil

³ Departamento de Ciências Agrárias e Biológicas, Universidade Federal de Espírito Santo, Centro Universitário Norte do Espírito Santo, São Mateus, ES, Brasil

⁴ Departamento de Ciências Biológicas, Universidade do Estado de Mato Grosso - UNEMAT, Caixa Postal 08, 78690-000, Nova Xavantina, MT, Brasil

⁵ Departamento de Ciências Biológicas, Universidade do Estado de Mato Grosso - UNEMAT, Caixa Postal 08, 78690-000, Nova Xavantina, MT, Brasil

Resumo

Avaliamos se a comunidade Ephemeroptera é afetada pela variação temporal dos preditores ambientais locais e regionais, considerando que os processos ecológicos geram divergência na comunidade em fluxos intermitentes e convergência em riachos perenes. Amostras de dados biológicos e ambientais foram feitas trimestralmente ao longo de três anos em um riacho perene, e três anos e meio em um fluxo intermitente. Utilizamos a análise de partição de variância para entender os efeitos de filtros temporais, preditores ambientais locais e regionais na metacomunidade de Ephemeroptera. Nos modelos de convergência, a estrutura da comunidade foi relacionada principalmente aos preditores ambientais locais, enquanto os preditores regionais e os filtros temporais explicaram apenas uma pequena fração. A riqueza de espécies foi relacionada a filtros temporais positivos e preditores ambientais locais. As análises de modelos convergentes para fluxos intermitentes e perenes apresentaram resultados não significativos para todas as métricas de metacomunidade. Em modelos de divergência, a metacomunidade de Ephemeroptera foi explicada por filtros temporais negativos, filtros locais e regionais. A abundância estava relacionada aos preditores locais e à riqueza dos filtros temporais negativos. Em modelos para fluxos intermitentes, apenas os filtros negativos explicam a estrutura, enquanto os preditores limnológicos locais estavam relacionados à abundância. A riqueza de espécies foi explicada principalmente por preditores regionais, seguidos por preditores locais de diversidade de substratos e filtros temporais. Por fim, apenas os preditores regionais estiveram relacionados à estrutura da comunidade e à abundância total de fluxos perenes, enquanto a riqueza esteve relacionada aos filtros negativos e preditores regionais. Nossa hipótese foi parcialmente corroborada dado que a divergência foi encontrada para fluxos intermitentes. Fluxos perenes mostraram inesperadamente alguma divergência e também são limitados por preditores regionais como esperamos. À luz dos dados temporais, verificamos que a divergência e a convergência temporais ocorrem simultaneamente, mas os processos divergentes são mais prováveis em fluxos intermitentes e perenes para metacomunidades de Ephemeroptera.

Palavra-chave: Dinâmica temporal, sistemas altamente dinâmicos, controle ambiental, efeito de armazenamento.

Abstract

Intermittence effects on the temporal dynamics of Ephemeroptera metacommunities in stream

We evaluate if the Ephemeroptera community is affected by the temporal variation of local and regional environmental predictors, considering that the ecological processes generate community divergence in intermittent flows and convergence in perennial streams. Samples of biological and environmental data were made quarterly over three years in a perennial stream, and three and a half years in an intermittent stream. We used the analysis of variance partitioning to understand the effects of temporal filters, local and regional environmental predictors in the Ephemeroptera metacommunity. In the convergence models, community structure was mainly related to local environmental predictors, while regional predictors and temporal filters explained only a small fraction. Species richness was related to positive temporal filters and local environmental predictors. The convergent model analyzes for intermittent and perennial flows presented non-significant results for all metacommunity metrics. In divergence models, Ephemeroptera metacommunity was explained by negative temporal filters, local and regional filters. Abundance was related to local predictors and the richness of negative temporal filters. In models for intermittent flows, only the negative filters explain the structure, while the local limnological predictors were related to abundance. Species richness was mainly explained by regional predictors, followed by local predictors of substrate diversity and temporal filters. Finally, only regional predictors were related to community structure and total abundance of perennial flows, while wealth was related to negative filters and regional predictors. Our hypothesis was partially corroborated since the divergence was found for intermittent flows. Perennial flows unexpectedly show some divergence and are also limited by regional predictors as we expect. In light of the temporal data, we find that temporal divergence and convergence occur simultaneously, but divergent processes are more likely in intermittent and perennial flows for Ephemeroptera metacommunities.

Key-words: Temporal dynamics, dynamic systems, environmental control, storage effect.

Introdução

Ecossistemas de riachos são dinâmicos temporal e espacialmente na medida em que suas populações se ajustam às condições ambientais altamente variáveis. A ecologia de metacomunidades tem progredido para o entendimento dos processos que afetam as comunidades (Leibold et al., 2004), porém, alguns estudos têm mostrado que a variação temporal também é muito importante nessa dinâmica, pois afeta tanto as condições ambientais dos riachos quanto as comunidades (Grönroos et al., 2013).

Um exemplo da influência da variação temporal em riachos é a alteração na vazão dos riachos em épocas de chuva, que desestabilizam os substratos e muda a configuração dos habitats, e consequentemente a redistribuição dos organismos aquáticos anualmente (Bleich *et al.*, 2009). Variações na disponibilidade de substratos afetam a composição de organismos de ciclo de vida curto a intermediário, como os macroinvertebrados bentônicos (Weigel et al., 2003). Estas alterações dentro dos riachos impõem, aos organismos, restrições quanto ao uso dos habitats e recursos, e um ajustamento dos ciclos populacionais às condições de um ambiente altamente flutuante em micro e mesoescala espaciais e temporais. No entanto, muitos estudos que envolvem ecologia de macroinvertebrados têm como foco explicar a influência das variações ambientais sobre a metacomunidade apenas espacialmente, desconsiderando a importância da dinâmica temporal (Heino, 2012; Angeler *et al.*, 2013; Datry *et al.*, 2016).

Entender como as variações temporais nas condições ambientais afetam os organismos de riachos é extremamente necessário, especialmente considerando as mudanças climáticas em curso e frente a outras alterações induzidas pela ação humana (Legendre *et al.*, 2010; Heino, 2012; Datry *et al.*, 2016). Aliado a isso, estudos de metacomunidade em riachos intermitentes são ainda raros, pois a grande maioria dos estudos tem focado em habitats perenes, desconsiderando a importância do gradiente temporal. Estudos com riachos intermitentes tem crescido ao redor do mundo, especialmente nas regiões de clima tropicais sazonal à semi-árido (Datry *et al.*, 2011), como consequência do aumento da incidência de rios perenes mudando suas condições para rios intermitentes, devido a mudanças climáticas e distúrbios antropogênicos. Essa mudança de regime de fluxo pode levar a modificações irreversíveis das comunidades bióticas e dos processos ecossistêmicos, pois espécies que não são adaptadas a condições de dessecação, tendem a ser eliminadas (Phillipsen & Lytle, 2013).

Neste contexto, estudos comparativos entre diferentes tipos de sistemas aquáticos de regiões savânicas, como riachos perenes e riachos intermitentes, podem oferecer excelentes oportunidades para o entendimento das dinâmicas temporais porque possuem amplas variações nas condições de habitat, grande variabilidade espaço-temporal, abrigam diferentes grupos de organismos e impõem limitações distintas aos organismos residentes (Heino *et al.*, 2015; Datry *et al.*, 2016). Por um lado, riachos perenes, apresentam condições mais estáveis para os organismos que o habitam, pois não cessam o fluxo de água ao longo do ano (Humphries *et al.*, 2014). Riachos intermitentes são ecossistemas altamente dinâmicos e alternam entre condições aquáticas e terrestres em uma escala de tempo curta, com duplos distúrbios na seca e no auge das chuvas, impondo condições mais extremas aos organismos (Aiken & Navarrete, 2014; Datry *et al.*, 2016).

A intermitência converte gradualmente o canal principal do riacho em poças de águas paradas e desconectadas com gradual interrompimento do fluxo, podendo ir até a secagem total. Durante esse processo, essas poças sofrem aumentos na concentração de solutos, na temperatura da água, redução no pH e oxigênio dissolvido afetando os grupos de macroinvertebrados mais sensíveis (Boulton, 2003). As comunidades desses ambientes podem apresentar mecanismos de tolerância fisiológica, o que consequentemente favorece a divergência das comunidades com relação aquelas de ambientes perenes. A divergência na comunidade em riachos intermitentes pode ser interpretada como uma mudança nos ciclos populacionais dada as alterações ambientais locais e regionais ao longo do tempo. Em contrapartida, a convergência seria a estabilidade dos ciclos populacionais ao longo do tempo em riachos perenes.

Estudos com Coleoptera de lagoas temporárias têm sido bem documentados (Wiggins *et al.*, 1980), e mostram que algumas espécies desenvolveram mecanismos fisiológicos para lidar com a dessecação (Datry *et al.*, 2016). Por exemplo, o chamado *banco de sementes de invertebrados* que contribui para a recolonização após a retomada do fluxo (Snyder, 2006; Stubbington & Datry, 2013; Tabela MS1). Em muitos riachos intermitentes, o chamado *efeito de armazenamento* também contribui para a recolonização quando o fluxo é restabelecido (Snyder, 2006; Tabela MS1). Neste caso, as poças formadas temporariamente funcionam como ilhas que fornecem organismos para a colonização de habitats na retomada do fluxo, funcionando como um *efeito de resgate* (Patrick & Swan, 2011). Essas estratégias representam mecanismos de manutenção do pool de espécies durante a alternância das fases secas e úmidas, e

servem como *trampolins ecológicos* facilitando a reestruturação das populações na posterior recolonização do sistema (Bogan & Boersma, 2012; Cañedo-Argüelles *et al.*, 2015).

As ninfas da ordem Ephemeroptera são componentes importantes na maioria dos ecossistemas de água doce, podendo ser encontradas em grande variedade de habitats (Salles *et al.*, 2004; Da-Silva *et al.*, 2010). Em ecossistemas intermitentes, a persistência de poças oferece refúgios para muitos organismos (Sheldon *et al.*, 2010) a exemplo daqueles Ephemeroptera que possuem preferência por ambientes semi-lóticos e lênticos (Salles, 2006; Da-Silva, *et al.*, 2010), no entanto, podem apresentar elevados níveis de extinção local e um baixo potencial de recolonização após eventos de seca extrema dado que são considerados sensíveis às alterações na qualidade do habitat e da água (Souza *et al.*, 2011; Firmiano *et al.*, 2017).

Para os imaturos de Ephemeroptera os substratos representam um dos principais componentes do habitat nos riachos (Buss *et al.*, 2004). Alterações nos meso-habitats formados por um tipo específico de substrato são especialmente sujeitas às modificações do fluxo em função de chuvas intensas, formando manchas que se distribuem de maneira variável dentro dos ecossistemas ao longo do ano (Thorp *et al.*, 2006; Pires *et al.*, 2015). Ainda, a variação climática regional exerce um controle severo sobre a dinâmica de riachos intermitentes impondo distúrbios para as comunidades tanto para o período da chuva quanto da seca (Datry *et al.*, 2014; Datry *et al.*, 2016). Em riachos perenes seria esperado um ajuste no ciclo de vida dos organismos ao longo do gradiente de variação no pulso de inundação, com múltiplos ciclos ao longo de um ano e ciclos de vida mais longos, mas com variações nas densidades populacionais controladas pelo aumento do fluxo no início das chuvas (Jacobsen *et al.*, 1998). É conhecido que Ephemeroptera, assim como outros insetos de regiões tropicais, tendem a concentrar o período de emergência e reprodução nos períodos de chuvas mais intensas, o que permite um escape aos efeitos dos distúrbios da remoção dos substratos pela correnteza (Nolte *et al.*, 1996; Brewin, 2000; Dudgeon, 1999, 2000). Os adultos apresentam ciclo de vida extremamente curto, sendo a permanência das populações associadas a mecanismos de oviposição eficientes para proteger os ovos do arraste causado pelo aumento repentino do fluxo de água (Dominguez *et al.*, 2006). Por outro lado, em riachos intermitentes seria esperado o predomínio de espécies de ciclo de vida mais curto, ajustados tanto à seca quanto aos distúrbios de inundações na estação da chuva.

Neste estudo, nosso objetivo foi avaliar se os processos na dinâmica temporal da metacomunidade de Ephemeroptera se mantêm divergentes ou convergentes em riachos perenes e intermitentes, utilizando preditores locais (e.g., substratos, qualidade da água) e regionais (e.g., clima), aliados a filtros temporais em um período de três anos e meio. Testamos a hipótese de que riachos perenes apresentam convergência temporal, enquanto riachos intermitentes apresentam divergência temporal na estrutura da comunidade de Ephemeroptera. Esperamos ainda que as metacomunidades dos riachos perenes são controladas por preditores regionais que variam de acordo com o regime de precipitação ao longo do tempo, enquanto riachos intermitentes são controladas por preditores ambientais locais, porque sofrem duplo controle ambiental no auge da seca e da chuva.

Material e métodos

Área de estudo

Realizamos este estudo em seis sítios, três trechos no córrego Bacaba (riacho intermitente), e três trechos no córrego Sucuri (riacho perene), ambos abrangem trechos de 1ª e 2ª ordens segundo a classificação de Strahler (1957) (Fig. 1). O córrego Bacaba localiza-se no Parque Municipal Mário Viana (14°43'12,2" S e 52°21'36,7" W), e é afluente do Ribeirão Salgadinho. O córrego Sucuri é afluente do Ribeirão Antártico (52°29'18.8" e 14°49'01"). Ambos os riachos pertencem à bacia do Rio das Mortes e estão localizados no município de Nova Xavantina, em Mato Grosso, nos domínios do Bioma Cerrado. O clima da região é do tipo Aw, segundo a classificação de Köppen, (modificado por Peel *et al.*, 2007), com duas estações bem definidas: verão chuvoso, de outubro a abril, e inverno seco, de maio a setembro. A precipitação média anual prevista é de 1.486 mm e a observada foi de 1.038 mm. A temperatura média prevista varia de 22°C e 26°C a observada varia entre 19°C a 34°C para o período estudado (INMET, 2016).

Os riachos nascem em áreas de rochas areníticas e filíticas, de elevada declividade, formando cachoeiras nos trechos mais a jusante, mas que variam no regime de fluxo, sendo o C. Bacaba intermitente (Fig. 2a-d), cessando o fluxo no auge da seca (entre julho e setembro) nos trechos dois e três e períodos de seca severa o fluxo cessa nos três trechos, e o C. Sucuri perene (Fig. 2c-d), sem interrupção do fluxo ao longo ano. Em ambos os riachos, as porções mais próximas das nascentes até a porções intermediárias são compostas por pequenas cachoeiras, leitos rochosos, canais encaixados e grandes porções de zona ripária bem conservada. Das suas porções intermediárias até próximo à foz, o uso do solo é de pastagem e áreas de vegetação natural em regeneração para além da vegetação ribeirinha. Ambas as áreas se encontram margeadas por vegetação ripária densa com presença de árvores semidecíduas de grande porte, que são circundadas por vegetação de pequeno e médio porte, composta de arbustos e gramíneas típicas de Cerrado (Marimon *et al.*, 2010).

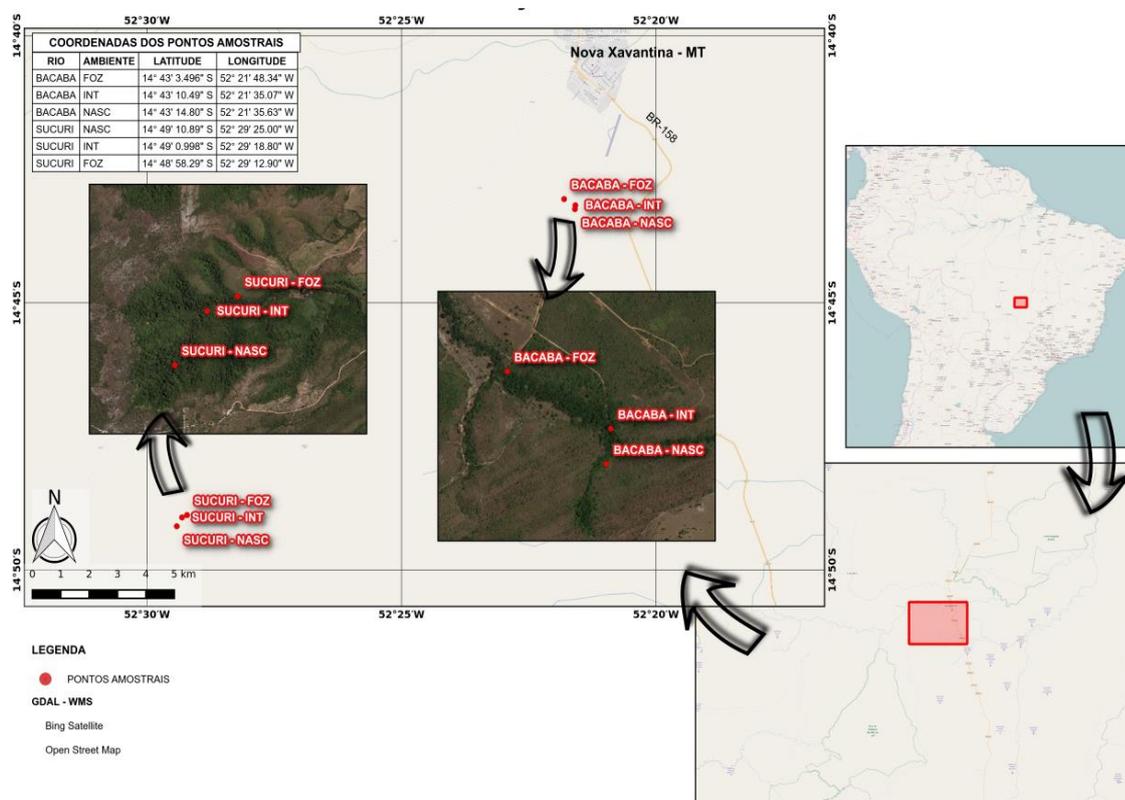


Fig. 1 Localização dos pontos amostrais nos córregos Bacaba e Sucuri, Nova Xavantina – MT.

Procedimentos de coleta e identificação

Nossas coletas refletem um gradiente temporal de três anos e meio de amostragens trimestrais entre março de 2013 a julho de 2016 para o córrego Bacaba, com esforço total de 17 amostras temporais e no córrego Sucuri entre novembro de 2013 a agosto de 2016 com esforço total de 11 amostras temporais.

Utilizamos método de varredura em áreas fixas o qual estabelece uma transecção de 100m lineares em uma das margens do córrego, dividida em 20 segmentos de cinco metros onde amostras de substratos são obtidas (Cabette et al., 2010; Dias-Silva et al., 2010; Shimano et al., 2010). Em cada segmento foram coletadas três amostras de substratos, tomadas do centro para margem, utilizando um coador de 18 cm de diâmetro e malha de 250 μ m (totalizando 60 pseudoamostras por riacho, em cada etapa de coleta). Em períodos de seca no C. Bacaba, os trechos intermitentes foram amostrados nos segmentos que se mantiveram poças desconectadas.

Identificamos as espécies/morfoespécies com auxílio de chaves dicotômicas (Dominguez et al. 2006; Massariol et al. 2012; Salles & Dominguez, 2012), e exemplares foram revisados por especialista (F.F. Salles, UFES), e depositados como material testemunho na Coleção Zoobotânica “James Alexander Ratter”, na Universidade do Estado de Mato Grosso (UNEMAT), *Campus* de Nova Xavantina, Mato Grosso, Brasil.

Variáveis climáticas, físico-químicas e substratos

Obtemos as variáveis climáticas do Instituto Nacional de Meteorologia (INMET, 2016), da estação meteorológica regional de Nova Xavantina, Mato Grosso, Brasil (OMM: 83319), que fica dentro do Parque Municipal do Bacaba. Coletamos os dados de evapotranspiração real, evapotranspiração potencial, precipitação, temperatura mínima, temperatura máxima e umidade relativa, retiradas a partir de valores mensais correspondentes aos dados biológicos (Fig. MS1). Utilizamos as variáveis climáticas da estação meteorológica regional de Nova Xavantina para as análises dos dois riachos.

Avaliamos as condições físico-químicas da água mensalmente nos dois riachos, previamente as coletas dos insetos aquáticos. Aferimos as variáveis: temperatura da água (°C, Termômetro Multidigital®), turbidez (TU), sólidos totais dissolvidos (TDS, mg.l-1), potencial hidrogeniônico (pH, unidade de pH), oxigênio dissolvido (OD, mg.l-1), condutividade elétrica (CE, μ S.cm-1), potencial de óxido redução (ORP, mv), todos por meio da sonda multipâmetros (Horiba© U5000). Para avaliação da demanda bioquímica de oxigênio (DBO, mg.l-1) obtivemos os valores por meio da diferença inicial e final do oxigênio dissolvido, após a incubação da amostra em estufa durante 5 dias a 20 °C. Aferimos as variáveis Amônia-mg/l, Nitrato-mg/l, Nitrito-mg/l, Ferro-mg/l, Fósforo-mg/l, Manganês-mg/l, Fenol-mg/l, Sulfato-mg/l, com auxílio do espectrofotômetro (MICRONAL B572A) e kits CHEMETRICS®.

Para representar a heterogeneidade ambiental, nós verificamos os diferentes tipos de substratos presentes nos riachos, que pertenciam a nove categorias diferentes e que foram pontuados de acordo com a seguinte ordem: (1) silte/argila (fragmentos de rocha <0,064 mm); (2) areia (fragmento de rocha entre 0,064 mm e 2 mm); (3) cascalho (fragmentos de rocha entre 2 mm e 80 mm); (4) matacão (rochas grandes e soltas); (5) laje (rocha lisa, chata de grandes dimensões); (6) liteira (folhas e pequenos galhos); (7) tronco (madeira com diâmetro acima de dez centímetros); (8) raízes submersas e (9) macrófitas, ao longo do transecto de 100m, onde demarcamos cinco pontos fixos (0, 25,

50, 75 e 100m) baseado no protocolo de (Peck et al., 2006). Em cada ponto, a avaliação de substratos foi realizada transversalmente no córrego. A cada 20 cm um bastão era apoiado sob o fundo do córrego e o substrato em contato com o bastão era o anotado. Os substratos foram tomados de acordo com os meses de coletas biológicas. Preditores limnológicos e da diversidade de substratos variaram amplamente ao longo dos períodos estudados em ambos os riachos (Fig. MS2).



Fig.2 Córregos Bacaba (a e b) e Sucuri (c e d) nos períodos de seca e chuva, ambos no trecho três, próximo a foz.

Análise dos dados

A matriz de dados climáticos regionais foi composta por três variáveis (evapotranspiração potencial, precipitação total, temperatura máxima) com correlação de Pearson menores que 0,6 entre si. A matriz de dados ambientais locais foi composta pelas variáveis aquáticas (pH, CE, TU, TDS, °C, OD, ORP), sendo que utilizamos as variáveis correspondentes aos meses de coletas biológicas.

Além disso, três métricas de diversidade de substrato geradas por representarem a diversidade e complexidade de mesohabitats foram utilizadas. Com base nas categorias dos substratos (definidas acima) obtidas em cada transecção foram calculadas a diversidade de Shannon (HexpS) e a riqueza de substratos (RiqS). Para compor a matriz de diversidade de substrato calculamos um índice de complexidade de substrato (IQS) que foi estabelecido com base no valor observado dividido pelo número de diferentes tipos de substrato em um trecho do riacho, definidas por:

$$IQS = \frac{\sum p_i \text{Sub}_i}{N \text{Sub}}$$

Para a construção dos filtros temporais foram utilizadas as datas de amostragem no formato do sistema de tempo coordenado universal (em inglês UTC, ano / mês / dia) para o calendário Gregoriano atual. Com base nas datas, foi construída uma matriz de distâncias Euclidianas, a qual foi posteriormente submetida à Análise de Coordenadas Principais de Matrizes de Vizinhança (*principal coordinates of neighbour matrices* - PCNM) de forma a obter os mapas de autovetores de Moran baseados em distância (dbMEMs, daqui em diante). Os dbMEMs foram construídos utilizando o pacote PCNM, e foram retidos para interpretação tanto para filtro temporais positivos quanto negativos (Fig. MS3).

Para modelar o efeito da variabilidade temporal, preditores ambientais locais (variáveis aquáticas e diversidade de substrato) e de preditores regionais (variáveis climáticas) sobre a metacomunidade de Ephemeroptera ao longo de três anos de estudo usamos análises multivariadas de séries temporais (Legendre & Gauthier, 2014; Legendre et al., 2010). Realizamos análise de partição da variância utilizando a análise de Redundância parcial (pRDA) com a matriz de dados de abundância das espécies como resposta, e as matrizes de dados ambientais locais, climáticos regionais, e filtros temporais como preditores (Legendre et al., 2010; Angeler et al., 2013; Legendre & Gauthier, 2014). Os dados de abundância das espécies foram transformados utilizando a transformação de Hellinger de forma a garantir a linearidade nas correlações multivariadas na composição dos escores (Legendre & Gallagher, 2001; Legendre & Legendre, 2012).

Para testar a hipótese de convergência e divergência na dinâmica temporal da metacomunidade de Ephemeroptera em riachos perenes e intermitentes, nós derivamos

filtros temporais positivos e negativos das respectivas datas de amostragem. Na pRDA filtros temporais positivos representam escalas correlacionadas ao longo do tempo modelando a convergência temporal das populações locais. Filtros temporais negativos representam escalas cujas variações são independentes, modelando a divergência nas populações locais.

Para ambos os modelos de convergência e de divergência derivamos os filtros com os riachos separados. Testamos o modelo de convergência da estrutura da comunidade, abundância e riqueza usando preditores ambientais limnológicos e dos substratos como componente de variação local, preditores climáticos para a variação regional, e dbMEM's positivos para a variação temporal. A divergência foi modelada da mesma forma, substituindo apenas os dbMEM's positivos pelos negativos (Veja fig. MS4 como exemplo da RDA para filtros positivos e negativos). Executamos as análises através do Programa R (R Core Team, 2014), onde utilizamos o pacote vegan, AEM e PCNM.

Resultados

Coletamos 5.068 ninfas de Ephemeroptera distribuídas em cinco famílias e 19 gêneros (Tabela 2). Baetidae e Leptophlebiidae foram às famílias mais diversas, com 11 e 10 gêneros amostrados, respectivamente. Leptophlebiidae foi à família mais representativa, contribuindo com mais de 85% da abundância total de indivíduos. *Miroculis* sp. 1, *Miroculis* sp. 3 e *Farrodes* sp. foram as morfoespécies mais abundantes (3.041, 767 e 299 indivíduos, respectivamente). *Apobaetis fiuzai* Salles & Lugo-Ortiz, 2002, *Cloeodes hydation* McCafferty & Lugo-Ortiz, 1995, *Paracloeodes* sp. 3 e *Terpides sooretamae* Boldrini & Salles, 2009 foram representados por apenas um indivíduo cada.

A distribuição da abundância de Ephemeroptera para o Córrego Sucuri foi em média, constante ao longo dos anos, na maioria dos trechos amostrados, e relativamente mais baixa do que no Córrego Bacaba (Tabela 4). Houveram dois picos de abundância durante a estação seca de 2013 e de 2015 nos pontos mais próximos da nascente e do intermediário do Córrego Bacaba (Fig. 3). Este pico observado está relacionado principalmente a um aumento na densidade de indivíduos da morfoespécie *Miroculis* sp. 1 (Tabela 4). A distribuição temporal da riqueza de Ephemeroptera para ambos os córregos, foi altamente variável em todos os trechos amostrados, com maior número de espécies registradas ocorrendo no C. Sucuri (Tabela 4, Fig. 3). Entretanto, de forma

geral, a abundância e a riqueza de Ephemeroptera no Córrego Bacaba está em declínio com uma redução de cerca de 42% da riqueza ao longo do tempo (Tabela 4).

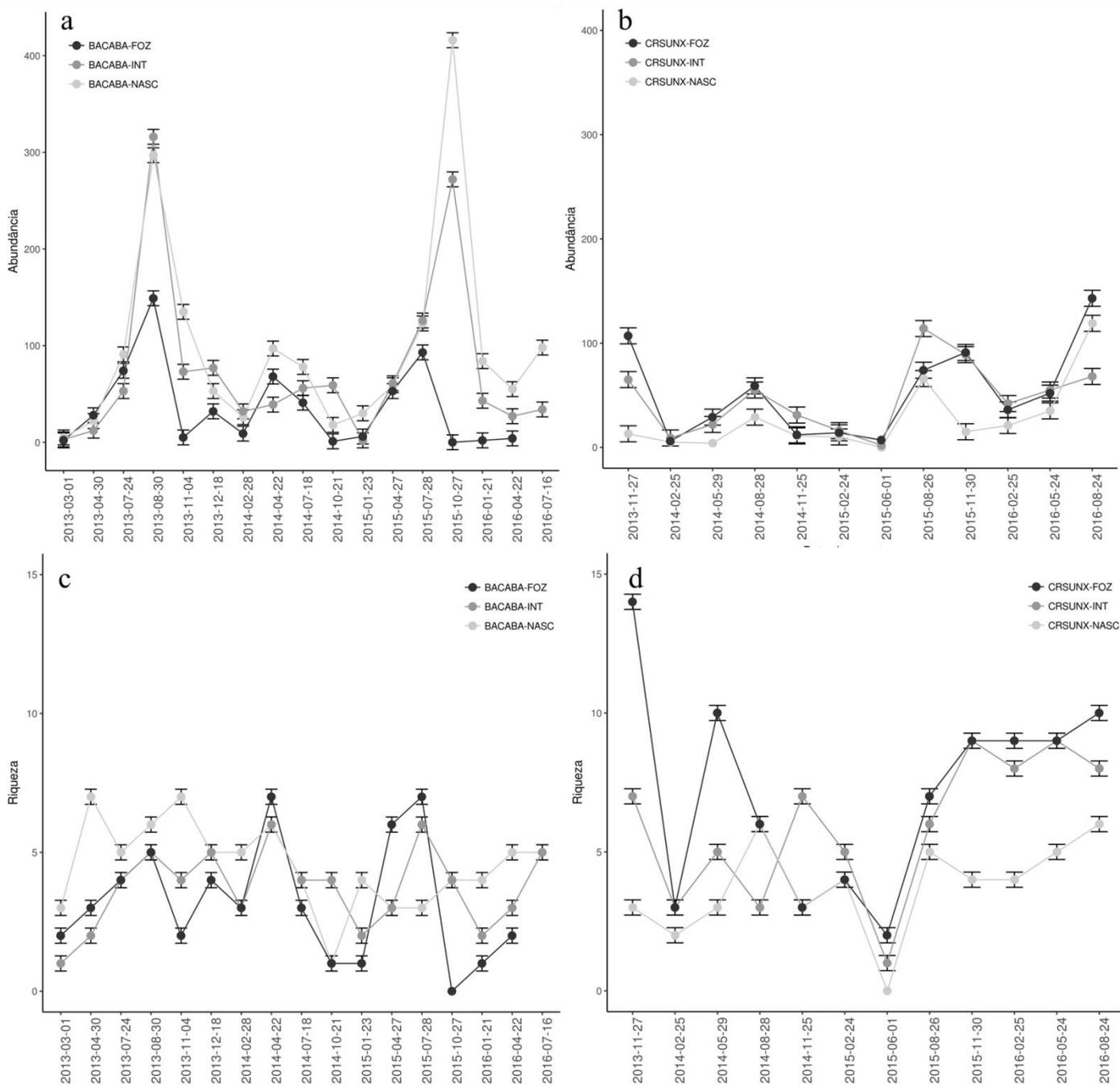


Fig. 3 Distribuição da abundância e riqueza de Ephemeroptera ao longo de três anos e meio amostrados em três trechos dos rios Bacaba e Sucuri em Nova Xavantina – MT.

Convergência temporal

Considerando o modelo de convergência temporal para cada riacho analisado Bacaba e Sucuri, observamos que ambos os riachos em relação a estrutura da comunidade de Ephemeroptera não apresentaram explicação por nenhuma das partições locais, regionais ou temporais (Tabela 2, Fig. 4).

No que se refere à abundância e riqueza de Ephemeroptera, observamos que ambos os riachos também não apresentaram explicação por nenhum dos preditores locais, regionais ou temporais (Tabela 2, Fig. 5 e 6).

Tabela 2. Resultado da análise de partição da variância da estrutura, abundância e riqueza de espécies de Ephemeroptera para os modelos de convergência. As análises foram conduzidas para os riachos intermitentes e perenes em conjunto e separadamente. Interações são apresentadas somente nas figuras 4, 5 e 6.

Resposta	Partição	Preditores	Df	Adj.R ²	F	P-value
<i>Riacho intermitente - Bacaba</i>						
Estrutura da comunidade	Local	HexpS	1	0.000	0.656	0.571
	Regional	Temp. max.	1	0.000	0.385	0.838
	Temporal (dbMEM's +)	1, 2, 5, 6, 7, 8, 9	7	0.092	1.464	0.108
	Resíduo			0.849		
Abundância total	Local	TDS, OD	2	0.013	1.273	0.259
	Regional	Precipitação	1	0.000	0.003	0.957
	Temporal (dbMEM's +)	2, 3, 4, 6	4	0.093	2.066	0.100
	Resíduo			0.633		
Riqueza de espécies	Local	HexpS	1	0.060	3.442	0.081
	Regional	Evapo-potencial	1	0.000	0.354	0.570
	Temporal (dbMEM's +)	1, 4, 6, 7, 8	5	0.096	1.912	0.122
	Resíduo			0.635		
<i>Riacho perene - Sucuri</i>						
Estrutura da comunidade	Local	Turbidez, IQS	1	0.018	1.467	0.180
	Regional	Precip., Evapo-potencial, Temp. max.	4	0.000	0.911	0.562
	Temporal (dbMEM's +)	1, 2, 4, 5, 6,	5	0.000	0.605	0.984
	Resíduo			0.799		
Abundância total	Local	ORP, pH	2	0.000	0.842	0.438
	Regional	Precip., Temp. max.	2	0.000	0.738	0.500
	Temporal (dbMEM's +)	1, 5, 6	3	0.038	1.594	0.251
	Resíduo			0.597		
Riqueza de espécies	Local	Turbidez, IQS	2	0.048	1.863	0.164
	Regional	Precip., Evapo-potencial	2	0.000	0.362	0.667
	Temporal (dbMEM's +)	1, 2, 6	3	0.000	0.885	0.464
	Resíduo			0.756		

Divergência temporal

Alternativamente, quando consideramos o modelo de divergência temporal para os riachos separados observamos que para o C. Bacaba a partição temporal apresentou 18.7% ($F_{(4,26)} = 2.858$; $P = 0,006$; $R^2 = 0.187$) de explicação da estrutura da comunidade e o C. Sucuri apresentou 12.4% ($F_{(3,26)} = 2.466$; $P < 0,005$; $R^2 = 0.124$) pela partição regional, a qual está relacionada aos preditores climáticos precipitação, evapo-potencial e temperatura (Tabela 4, Fig. 4).

Quando consideramos a abundância de Ephemeroptera para os riachos separados, observamos que para o C. Bacaba a partição local explicou cerca de 15.3% ($F_{(2,23)} = 3.631$; $P = 0.043$; $R^2 = 0.153$), a qual está relacionada aos preditores limnológicos TDS e OD (Tabela 4, Fig. 5), enquanto para o C. Sucuri houve uma forte relação da partição regional explicando cerca de 38.3% ($F_{(2,27)} = 9.578$; $P < 0.005$; $R^2 = 0.383$) da abundância de Ephemeroptera, a qual está relacionada aos preditores climáticos precipitação e temperatura (Tabela 4, Fig. 5).

Com relação à riqueza de Ephemeroptera, observamos que para o C. Bacaba as partições regionais, locais e temporais, explicaram 21.5% ($F_{(1,28)} = 11.316$; $P = 0.004$; $R^2 = 0.215$), 13.6% ($F_{(1,28)} = 7.531$; $P < 0,05$; $R^2 = 0.136$), e 12.6% ($F_{(2,28)} = 4.117$; $P = 0.021$; $R^2 = 0.126$), respectivamente (Tabela 4, Fig. 6) e para o C. Sucuri as partições temporais e regionais explicaram 20.2% ($F_{(3,25)} = 4.451$; $P = 0.014$; $R^2 = 0.202$) e 10.6% ($F_{(2,25)} = 3.615$; $P < 0,05$; $R^2 = 0.106$), respectivamente (Tabela 4, Fig. 6).

Tabela 3. Resultado da análise de partição da variância da estrutura, abundância e riqueza de espécies de Ephemeroptera para os modelos de divergência. As análises foram conduzidas para os riachos intermitentes e perenes em conjunto e separadamente. Interações são apresentadas somente nas figuras 4, 5 e 6.

Resposta	Partição	Preditores	Df	Adj.R ²	F	P-value
<i>Riacho intermitente - Bacaba</i>						
Estrutura da comunidade	Local	HexpS	1	0.016	1.564	0.166
	Regional	Temp. max.	1	0.003	1.115	0.318
	Temporal (dbMEM's -)	40, 41, 44, 46	4	0.187	2.858	0.006
	Resíduo			0.754		
Abundância total	Local	TDS, OD	2	0.153	3.631	0.043
	Regional	Precipitação	1	0.054	2.782	0.113
	Temporal (dbMEM's -)	40, 41, 43, 45, 47, 49	6	0.000	1.001	0.461
	Resíduo			0.726		
Riqueza de espécies	Local	HexpS	1	0.136	7.531	0.011
	Regional	Evapo-potencial	1	0.215	11.316	0.004
	Temporal (dbMEM's -)	48, 49	2	0.126	4.118	0.021
	Resíduo			0.605		
<i>Riacho perene - Sucuri</i>						
Estrutura da comunidade	Local	Turbidez, IQS	2	0.035	1.597	0.081
	Regional	Precip., Evapo-potencial, Temp. max.	3	0.124	2.466	0.004
	Temporal (dbMEM's -)	35	1	0.018	1.610	0.115
	Resíduo			0.818		
Abundância total	Local	ORP, pH	2	0.058	2.306	0.111
	Regional	Precip., Temp. max.	2	0.383	9.578	0.003
	Temporal (dbMEM's -)	32	1	0.000	0.482	0.496
	Resíduo			0.647		
Riqueza de espécies	Local	Turbidez, IQS	2	0.025	1.622	0.205
	Regional	Precipitação, Evapo-potencial	2	0.106	3.615	0.047
	Temporal (dbMEM's -)	29, 31, 33	3	0.202	4.452	0.014
	Resíduo			0.545		

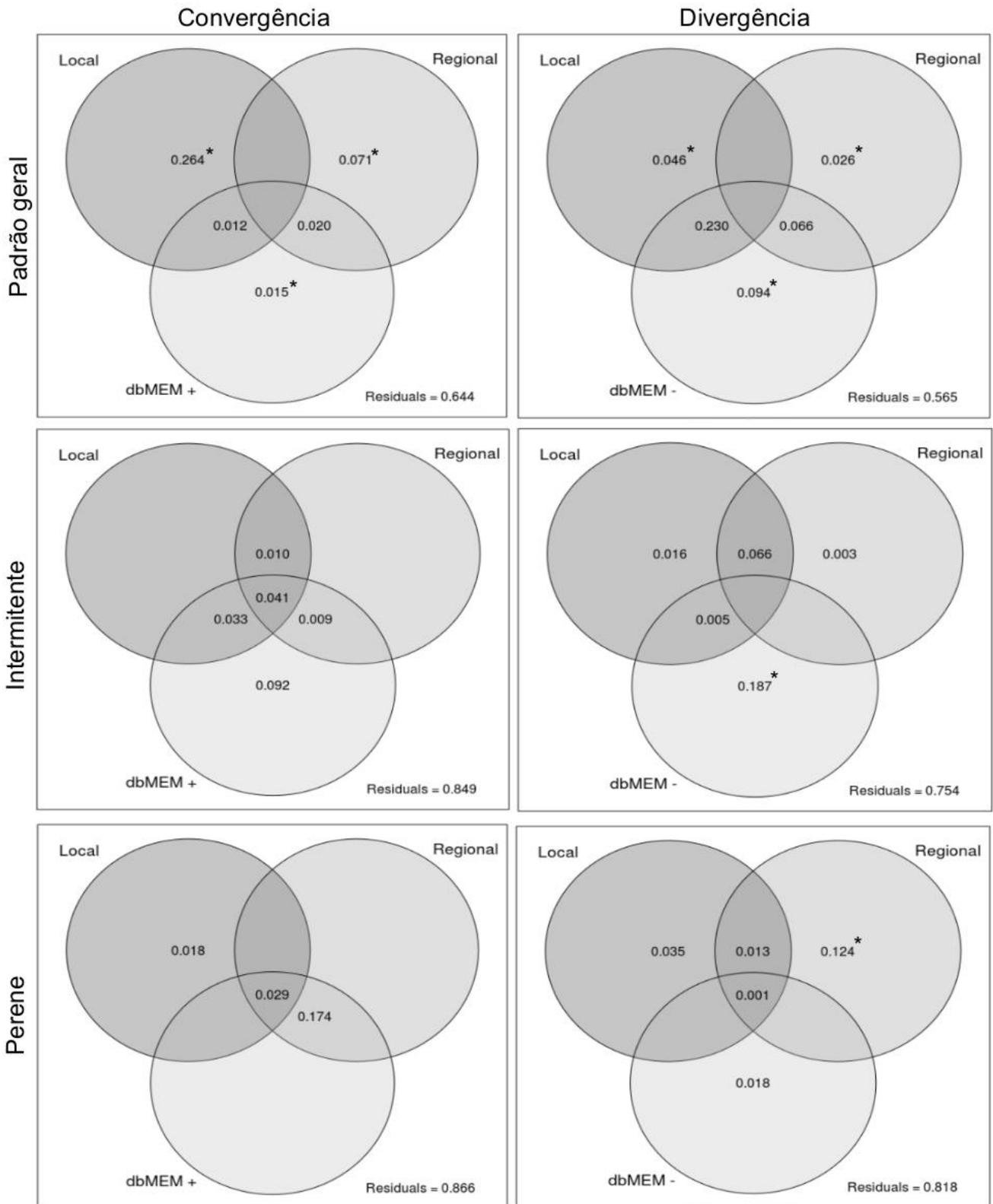


Fig. 4 Modelos de convergência e divergência da estrutura da comunidade de Ephemeroptera modelados pelos preditores locais, regionais e temporais, para o riacho intermitente e perene. O asterisco (*) significa partições significativas.

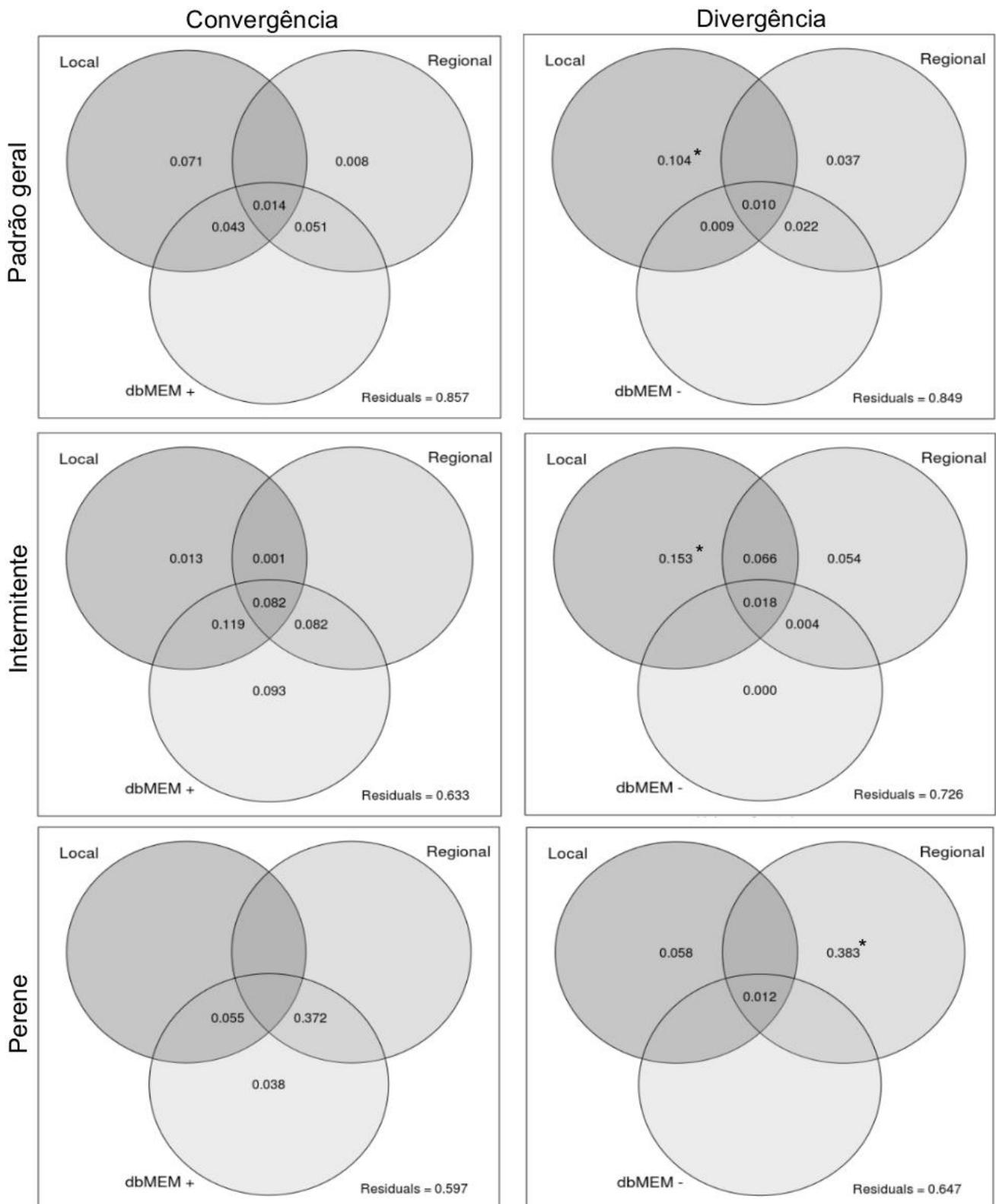


Fig. 5 Modelos de convergência e divergência da abundância total de Ephemeroptera modelados pelos preditores locais, regionais e temporais, para o riacho intermitente e perene. O asterisco (*) significa partições significativas.

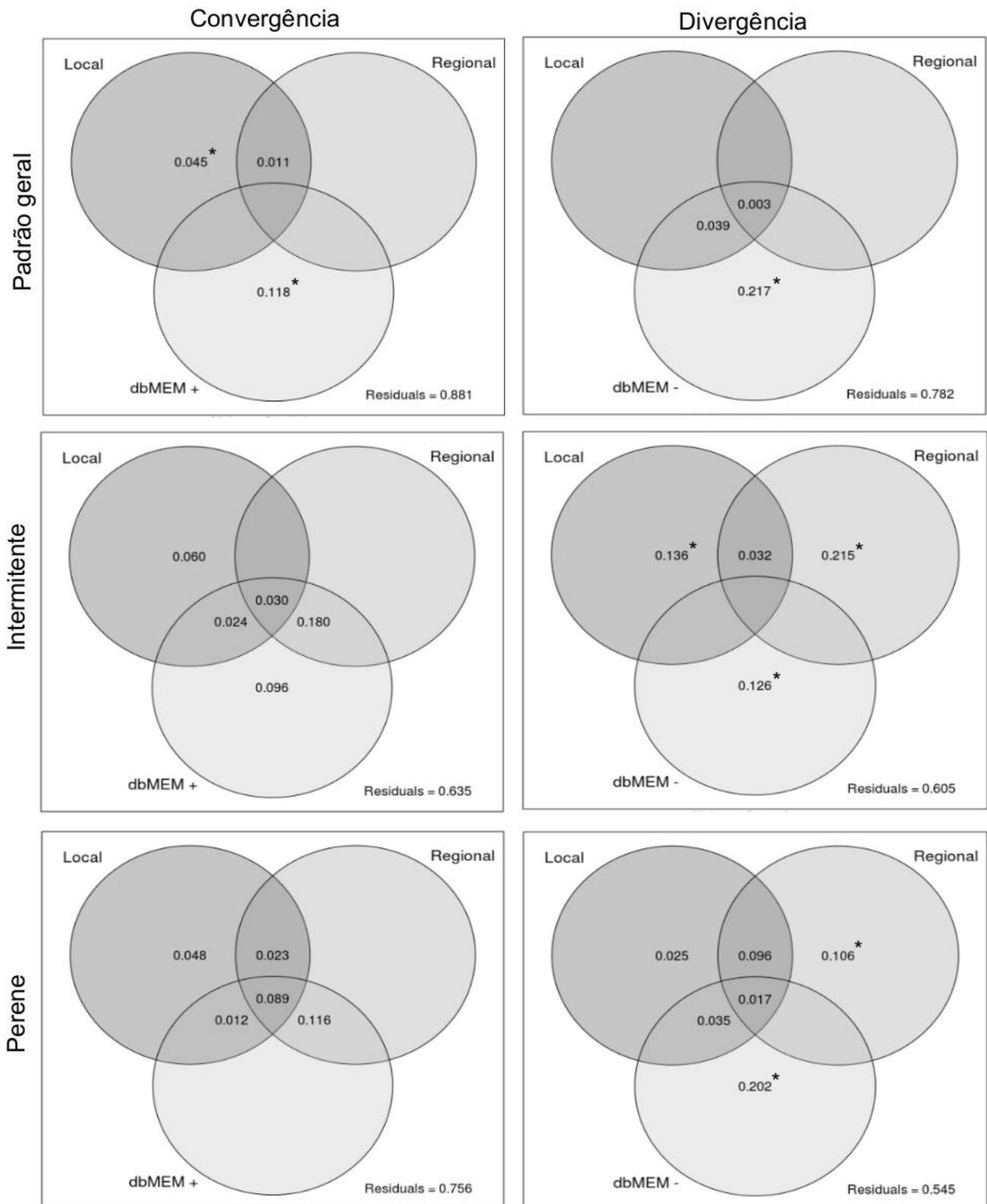


Fig. 6 Modelos de convergência e divergência da riqueza de Ephemeroptera modelados pelos preditores locais, regionais e temporais, para o riacho intermitente e perene. O asterisco (*) significa partições significativas.

Tabela 4. Espécies e/ou morfoespécies de Ephemeroptera, com abundância total e riqueza de indivíduos por ano, dos Córregos Bacaba e Sucuri, Nova Xavantina-MT, março/2013 – agosto/2016. [Abund= abundância total]

Família	Espécie/Morfoespécie	BACABA					SUCURI				
		2013	2014	2015	2016	Abund	2013	2014	2015	2016	Abund
Baetidae	<i>Americabaetis alphas</i> Lugo-Ortiz & McCafferty, 1996	5	8	1	0	14	1	1	0	6	8
	<i>Apobaetis fiuzai</i> Salles & Lugo-Ortiz, 2002	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0
	<i>Baetodes</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	2	1	3
	<i>Callibaetis</i> sp.1	2	1	1	8	12	0	0	1	0	1
	<i>Callibaetis</i> sp.2	14	4	0	4	22	0	0	0	0	0
	<i>Cloeodes hydation</i> McCafferty & Lugo-Ortiz, 1995	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
	<i>Cloeodes maracatu</i> Pinheiro & Massariol, 2013	85	42	40	18	185	2	6	7	27	42
	<i>Paracloeodes</i> sp.1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2
	<i>Paracloeodes</i> sp.3	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
	<i>Waltzoyphius roberti</i> Thomas & Peru, 2002	0	0	0	0	0	1	1	0	5	7
Caenidae	<i>Zelusia principalis</i> Lugo-Ortiz & McCafferty, 1998	3	1	3	0	7	13	11	29	98	151
	<i>Caenis</i> sp.	165	16	11	14	206	5	2	0	0	7
Euthyplociidae	<i>Campylocia</i> sp.1	0	1	0	0	1	0	1	4	4	9
Leptohebiidae	<i>Traverhyphes</i> sp.1	0	9	0	0	9	11	6	11	21	49
	<i>Askola</i> sp.2	0	0	0	0	0	2	1	1	0	4
Leptophlebiidae	<i>Farrodes</i> sp.	70	135	70	7	282	5	5	3	4	17
	<i>Fittkaulus cururuensis</i> Savage, 1986	1	0	1	1	3	1	2	7	7	17
	<i>Hagenulopsis</i> sp.1	0	0	0	0	0	8	19	66	52	145
	<i>Miroculis</i> sp.1	1066	291	1104	295	2756	26	61	113	85	285
	<i>Miroculis</i> sp.3	6	1	0	0	7	104	152	244	260	760
	<i>Terpides sooretamae</i> Boldrini & Salles, 2009	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
	<i>Thraulodes</i> sp.1	0	0	0	0	0	0	0	2	0	2
	<i>Ulmeritoides flavopedes</i> Spieth, 1943	9	14	10	0	33	2	0	6	0	8
	<i>Ulmeritoides</i> sp.3	0	0	0	0	0	3	5	2	0	10
	Abundância total	1427	524	1241	347	3539	185	275	498	571	1529
Riqueza	12	13	9	7		15	15	14	13		

Discussão

Nossas análises comparativas da dinâmica temporal de riachos perenes e intermitentes revelam efeitos contrastantes dos preditores locais, regionais e dos filtros temporais para metacomunidades de Ephemeroptera. Nos riachos intermitentes quando olhamos para os padrões específicos, nossos resultados corroboram a hipótese de que existe uma divergência temporal na comunidade de Ephemeroptera. No modelo de **divergência** desse riacho, a abundância total foi relacionada a fatores locais, associados à concentração de sólidos totais e oxigênio dissolvidos, característica da época da seca provocado pela intermitência do fluxo afetando negativamente a população (Boulton, 2003). A riqueza por outro lado, foi afetada por todos os componentes de variação, especialmente pelos fatores regionais (evapotranspiração potencial), reforçando o efeito da seca sobre a comunidade, além dos filtros temporais que confirmam a divergência existente, e fatores locais relacionados à diversidade de substratos, pois tendem a diminuir com o carreamento pelas chuvas. Sabe-se que riachos intermitentes podem ser afetados também por fatores de regime de precipitação sazonal, impondo duplo controle sobre as populações residentes e dificuldades de ajustes dos ciclos populacionais (Datry et al., 2016). No Córrego Bacaba a diminuição da riqueza ao longo do tempo, relacionada ao controle ambiental local, sugerindo maiores extinções locais de espécies de Ephemeroptera a qual deve estar associada a um aumento na severidade da intermitência, que influencia na desestruturação dos habitats afetando os substratos no período de seca dos anos estudados (Datry et al., 2013). Em contrapartida, no Córrego Sucuri não houve alterações significativas na riqueza de espécies ao longo do gradiente temporal estudado. O controle local da estrutura da comunidade é amplamente suportado por outros estudos como da dinâmica temporal (Brasil et al., 2016) e espacial na região (Shimano et al., 2013), sugerindo que mecanismos ligados à dinâmica de ordenação de espécies estão operando na metacomunidade de Ephemeroptera.

Contudo, não há evidências para efeitos de **convergência** temporal determinada pela variação sazonal do regime de precipitação quando analisamos somente o riacho perene, contrariando nossas expectativas. Isso pode ser explicado pelo fato de riachos perenes serem relativamente mais estáveis com relação à variação temporal dos preditores considerados. Entretanto, nossa expectativa de um controle regional sobre as comunidades do riacho perene foi corroborada. Os preditores que perturbam as comunidades de macroinvertebrados em riachos perenes são razoavelmente previsíveis como, por exemplo, eventos de inundação típicos de riachos em áreas de Cerrado. Estes distúrbios deslocam grande parte das populações de Ephemeroptera que vivem associadas aos substratos depositados, o que é altamente suportado por nossos resultados para a estrutura, abundância e riqueza de espécies. Outros trabalhos encontraram que o carreamento dos substratos e dos próprios

organismos ao longo do riacho em consequência do aumento da correnteza desestabiliza as comunidades presentes (Bispo et al., 2006). Esses padrões encontrados mostram que as metacomunidades não são estáticas no tempo, podendo apresentar dinâmica temporal associada às condições ambientais (Angeler *et al.*, 2013, Datry, *et al.*, 2016). Além disso, preditores essenciais não considerados neste estudo podem estar associados às dinâmicas populacionais, como por exemplo, disponibilidade de recurso. Alternativamente, é provável que a estabilidade nas condições ambientais locais e um ajuste aos efeitos regionais podem mascarar restrições dos habitats de riachos perenes, tornando as dinâmicas populacionais neutras, variando ciclicamente no tempo independentemente dos gradientes ambientais estudados. Além disso, os efeitos de interações bióticas (e.g., competição e predação) nos períodos de máxima estabilidade climática, quando os habitats são saturados de indivíduos, podem representar um importante componente na estrutura e diversidade das comunidades de riachos (Göthe et al., 2013). Dessa forma, nossos resultados suportam apenas os efeitos de divergência para a riqueza de espécies no riacho perene. Aliado aos efeitos de divergência temporal, os preditores regionais ligados ao regime de precipitação explicaram a maior parte da variação na estrutura, abundância e riqueza de espécies de Ephemeroptera, enquanto que os demais preditores locais não foram importantes.

Em contrapartida, em riachos intermitentes nós hipotizamos um maior controle ambiental relacionado à preditores locais, com forte divergência na estrutura da comunidade. Nossa hipótese foi corroborada, dado que a estrutura da comunidade foi associada a filtros negativos, a abundância total foi associada à preditores locais, e a riqueza foi relacionada aos preditores locais, regionais e filtros negativos, respectivamente. É importante ressaltar que, separar efeitos de preditores regionais, locais e temporais na dinâmica de comunidades de riachos impõe desafios metodológicos circunstanciais, uma vez que estes componentes apresentam complexas interações entre si (Shimano et al., 2012). Ao mesmo tempo em que o regime de precipitação sazonal altera a vazão, fatores limnológicos, disponibilidade de substratos, e os próprios ciclos populacionais respondem simultaneamente a estas alterações (Brasil et al., 2016). De fato, nós identificamos uma fração compartilhada entre os componentes estudados, por exemplo, no modelo de divergência, a estrutura teve uma fração considerável da variância compartilhada entre preditores locais e filtros temporais negativos a qual reflete as diferenças ambientais emergindo ao longo do tempo no modelo em ambos os riachos.

Nós também encontramos uma grande fração da variação da riqueza de espécies do riacho perene associada a filtros temporais negativos, indicando divergência temporal nos padrões locais de diversidade. Segundo Datry (2012) dentro do contexto da dinâmica de riachos perenes e intermitentes, os eventos de inundação sazonal e seca influenciam os padrões e processos ecológicos simultaneamente. Assim, em riachos perenes seria esperado que a convergência atuasse durante uma

pequena fração de tempo seguindo os efeitos de distúrbios do período chuvoso, em que ocorre um aumento repentino da vazão. Dessa forma, ajustes nos ciclos populacionais propiciariam o escape de parte dos indivíduos que emergem e reproduzem, deixando ovos em refúgios seguros para a posterior recolonização dos habitats (Heino & Peckarsky, 2014), contrastando com períodos de maior estabilidade, nos quais interações bióticas podem ser responsáveis pela divergência encontrada, mesmo nos ambientes perenes.

A abundância da metacomunidade não está associada aos preditores temporais, mas apenas a preditores locais e mais especificamente a diversidade de substrato. O substrato desempenha um importante papel na determinação da abundância de espécies não só para Ephemeroptera como para vários macroinvertebrados (Minshall, 1984, Brasil et al. 2016). Os Ephemeroptera têm forte relação com a diversidade de substratos, pois apresentam plasticidade de recursos alimentares, favorecendo a alta abundância nos diferentes mesohabitats (Rosenberg & Resh, 1993) em riacho perenes. Entretanto, durante a fase em que o fluxo de água seca, em riachos intermitentes, o substrato é mantido apenas em poças isoladas. A menor abundância pode estar relacionada a estratégias comportamentais de espécies mais sensíveis ao aumento de concentração de solutos, como dispersão por deriva ou emergência imaginal, ou mesmo extirpação de populações locais. Já as espécies mais resistentes (e.g. *Miroculis* sp.1) conseguem manter sua abundância utilizando de estratégias específicas para sobreviver e recuperar a comunidade durante o período da seca.

A abundância de Ephemeroptera mostrou dois picos bem definidos em períodos de seca no riacho intermitente. De forma geral, a abundância nos períodos de seca se manteve baixa, corroborando outros estudos (Arscott *et al.*, 2010; Datry, 2012; Datry *et al.*, 2012), mas houve picos de abundância relacionados aos períodos de seca, quando o fluxo do riacho reduz drasticamente e forma poças desconectadas principalmente nos trechos a jusante da nascente e do trecho intermediário. O aumento expressivo da abundância de *Miroculis* sp.1 na seca no Córrego Bacaba foi o que ocasionou os picos de abundância neste ambiente, sugerindo que essa espécie seja tolerante e utilizadora de estratégias de recolonização local e potencialmente com ciclo de vida mais curtos, permitindo resistir aos distúrbios da seca. Provavelmente *Miroculis* sp. utiliza da estratégia de “efeito de armazenamento”, entre outros mecanismos de coexistência, para recuperar e recolonizar a comunidade, como verificado em outros trabalhos (Warner & Chesson, 1985; Snyder, 2006). Além disso, a redução da disponibilidade de área de habitat devido à redução do nível de água parece ser o fator relacionado ao aumento da densidade durante os períodos de intermitência do fluxo de água (Dudgeon, 1997). Já o Córrego Sucuri manteve um padrão variável na abundância, sem alterações drásticas no número de indivíduos das espécies residentes ao longo do tempo, resultando em comunidades mais estáveis ao longo dos anos. Desta maneira, mesmo que Ephemeroptera seja

considerado como um táxon sensível à dissecação, a manutenção de poças isoladas possibilita que algumas espécies permaneçam com elevadas densidades em riachos intermitentes. Outros estudos encontraram ninfas de Ephemeroptera em menor abundância em lagos temporários (Stubbington et al., 2009; Arscott et al., 2010), e Datry *et al.* (2012) encontraram ninfas presentes em sedimentos que haviam experimentado períodos curtos de seca permanecendo úmidos por alguns dias (<7 dias).

Apesar da intermitência sazonal, o Córrego Bacaba apresentou maior abundância em relação ao C. Sucuri, o que contraria estudos que consideram riachos intermitentes ambientes pobres e biologicamente inativos (Stanley et al., 1997). Pelo contrário, nossas evidências sugerem que riachos intermitentes podem ser igualmente ricos se os distúrbios da seca não forem severos ao ponto de impedir o processo de reestabelecimento de populações. Nossos resultados estão de acordo com a sugestão de que riachos intermitentes representam sistemas ecológicos altamente dinâmicos e biodiversos (Datry et al., 2016), apesar de altamente negligenciados, especialmente em regiões semi-áridas tropicais onde a sazonalidade climática é marcante, como no Cerrado e na Caatinga. Frente a mudanças climáticas em curso que arriscam aumentar o comprimento do período de seca no Cerrado, estudos com enfoque na dinâmica de ecossistemas intermitentes são extremamente atuais.

Em relação à dinâmica da metacomunidade de Ephemeroptera nossos resultados sugerem que os padrões observados se ajustam à dinâmica de ordenação de espécies (Leibold et al., 2004), uma vez que a filtragem ambiental foi um mecanismo essencial para a estrutura, riqueza e abundância de espécies, e os ambientes apresentam condições ambientais altamente variáveis e distintas entre si. Entretanto, alguns aspectos de um modelo de dinâmica de manchas foram também evidentes, por exemplo, composição de espécies variável localmente e regionalmente e a assincronia na riqueza ao longo do tempo (Elis et al., 2006). Evidências de uma perspectiva espacial na mesma região estudada também sugere o controle ambiental como principal mecanismo estruturando a comunidade de Ephemeroptera apesar de reconhecer a importância da limitação dispersiva (Shimano et al. 2013). Em ecossistemas intermitentes a dinâmica temporal tende desestruturar temporariamente as comunidades locais levando até mesmo a extinção de espécies devido a uma forte influência de fatores ambientais especialmente nos períodos de seca.

Concluimos que sistemas altamente dinâmicos (intermitentes) podem sofrer alterações graduais em seus processos de filtragem ambiental levando a (divergência) variações constantes na estrutura da comunidade local e sistemas dinâmicos (perenes) podem apresentar as mesmas variações constantes, mesmo sendo considerado um sistema estável. Além disso, nossos resultados permitiu observar que o período de maior estabilização em riachos perenes seria o período de maior desestabilização em riachos intermitentes em relação à riqueza de espécies e da estrutura da comunidade de Ephemeroptera, o que leva a padrões divergentes onde mecanismos de filtragem

ambiental relacionados à preditores locais controlam mais fortemente a riqueza de riachos intermitentes, enquanto fatores regionais como o regime de precipitação sazonal controlam mais fortemente os riachos perenes. O Córrego Bacaba que antes das amostras era tido como um riacho perene, hoje é considerado um riacho intermitente nos períodos de seca. Sendo assim, observamos que a abundância e riqueza de Ephemeroptera estão em declínio, e que algumas espécies estão sendo extirpadas localmente pela influência da intermitência provocada por períodos de seca. Baseado em nossos resultados, nós predizemos que, em riachos intermitentes, a severidade da seca deve aumentar as chances de extirpações de populações locais e extinções ao longo do tempo, e diminuir o efeito resgate devido aos efeitos da filtragem ambiental, resultando em menor riqueza de espécies em riachos intermitentes de climas tropicais sazonais, especialmente no Cerrado e transição com a Amazônia.

Agradecimentos

A CAPES pela bolsa de mestrado, ao CNPq (PELD/558069/2009-6 e PELD/403725/2012-7), pelo apoio financeiro aos projetos. Ao PPG em Ecologia e Conservação e ao Laboratório de Entomologia (UNEMAT-NX). Aos professores Frederico Falcão Salles (UFES) por suas contribuições taxonômicas na confirmação das espécies e Ricardo Keichi Umetsu (UNEMAT) pela análise da água e por sugestões sobre o uso dos dados limnológicos.

Referências

- Aiken, C. M., & S. A. Navarrete, 2014. Coexistence of competitors in marine metacommunities: environmental variability, edge effects, and the dispersal niche. *Ecology* 95: 2289–2302.
- Angeler, D. G., E. Göthe, & R. K. Johnson, 2013. Hierarchical Dynamics of Ecological Communities: Do Scales of Space and Time Match?. *PLoS ONE* 8: e69174, <http://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0069174>.
- Arcott, D. B., S. Larned, M. R. Scarsbrook, & P. Lambert, 2010. Aquatic invertebrate community structure along an intermittence gradient: Selwyn River, New Zealand. *Journal of the North American Benthological Society* 29: 530–545.
- Bispo, P. C., L. G. Oliveira, L. M. Bini, & K. G. Sousa, 2006. Ephemeroptera, Plecoptera and Trichoptera assemblages from riffles in mountain streams of Central Brazil: environmental factors influencing the distribution and abundance of immatures. *Brazilian journal of biology = Revista brasleira de biologia* 66: 611–622.
- Bleich, M. E., C. J. Da Silva, & A. N. Rossete, 2009. Variação temporal e espacial das características limnológicas de um ecossistema lótico no Cerrado do Mato Grosso. *Biotemas* 22: 161–171.
- Bogan, M. T., & K. S. Boersma, 2012. Aerial dispersal of aquatic invertebrates along and away from arid-land streams. *Freshwater Science* 31: 1131–1144.
- Boulton, a J., 2003. Parallels and cntrasts in the effects of drought on stream macroinvertebrate assemblages. *Freshwater Biology* 48: 1173–1185.
- Brando, P. M., J. K. Balch, D. C. Nepstad, D. C. Morton, F. E. Putz, M. T. Coe, D. Silverio, M. N. Macedo, E. A. Davidson, C. C. Nobrega, A. Alencar, & B. S. Soares-Filho, 2014. Abrupt increases in Amazonian tree mortality due to drought-fire interactions. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111: 6347–6352.
- Brasil, L. S., L. Juen, N. F. S. Giehl, & H. S. R. Cabette, 2016. Effect of Environmental and Temporal Factors on Patterns of Rarity of Ephemeroptera in Stream of the Brazilian Cerrado. *Neotropical Entomology* 46: 1. 29-35.
- Brewin, P. A., S. T. Buckton, & S. J. Ormerod, 2000. The seasonal dynamics and persistence of stream macroinvertebrates in Nepal: do monsoon floods represent disturbance? *Freshwater Biology*, 44: 581-594.

- Buss, Daniel F., Baptista, D.F., Nessimian, J.L., Egleer, M., 2004. Substrate specificity , environmental degradation and disturbance structuring macroinvertebrate assemblages in neotropical streams . *Hydrobiologia* 18: 179–188.
- Cabette, H. S. R., N. F. Giehl, K. D. Silva, L. Juen, & J. D. Batista, 2010. Gerromorpha (Insecta: Heteroptera) da Bacia Hidrografica do Rio Suiá-Missu, MT: riqueza relacionada à qualidade da água e hábitat. In Santos, J.E., Galbiati, C., Moschini, L.E., Gestão e educação ambiental - água, biodiversidade e cultura, 2 ed. São Carlos: RiMa. p. 113-137.
- Cañedo-Argüelles, M., K. S. Boersma, M. T. Bogan, J. D. Olden, I. Phillipson, T. A. Schriever, & D. A. Lytle, 2015. Dispersal strength determines meta-community structure in a dendritic riverine network. *Journal of Biogeography* 42: 778–790.
- Da-Silva, E. R., Nessimian, J. L. & Coelho, L. B. N., 2010. Leptophlebiidae ocorrentes no Estado do Rio de Janeiro , Brasil : hábitats , meso-hábitats e hábitos das ninfas (Insecta : Ephemeroptera). *Biota Neotropica* 10: 87–94.
- Datry, T., 2012. Benthic and hyporheic invertebrate assemblages along a flow intermittence gradient: effects of duration of dry events. *Freshwater Biology* 57: 563–574.
- Datry, T., D. B. Arscott, & S. Sabater, 2011. Recent perspectives on temporary river ecology. *Aquatic Sciences* 73: 453–457.
- Datry, T., R. Corti, & M. Philippe, 2012. Spatial and temporal aquatic-terrestrial transitions in the temporary Albarine River, France: responses of invertebrates to experimental rewetting. *Freshwater Biology* 57: 716–727.
- Datry, T., N. Bonada, & J. Heino, 2016. Towards understanding the organisation of metacommunities in highly dynamic ecological systems. *Oikos* 125: 149–159.
- Datry, T., S. T. Larned, K. M. Fritz, M. T. Bogan, P. J. Wood, E. I. Meyer, & A. N. Santos, 2013. Broad-scale patterns of invertebrate richness and community composition in temporary rivers: effects of flow intermittence. *Ecography* 37: 94–104.
- Datry, T., S. T. Larned, & K. Tockner, 2014. Intermittent Rivers: A Challenge for Freshwater Ecology. *BioScience* 64: 229–235.
- Datry, T., N. Bonada, & J. Heino, 2016. Towards understanding the organisation of metacommunities in highly dynamic ecological systems. *Oikos* 125: 149–159.

- Dias-Silva, K., H. S. R. Cabette, L. Juen, & P. D. M. Jr, 2010. The influence of habitat integrity and physical-chemical water variables on the structure of aquatic and semi-aquatic Heteroptera. *Zoologia (Curitiba, Impresso)* 27: 918–930.
- Döll, P., & H. M. Schmied, 2012. How is the impact of climate change on river flow regimes related to the impact on mean annual runoff? A global-scale analysis. *Environmental Research Letters* 7: 014037.
- Dominguez, E., C. Molineri, M. Pescador, M. Hubbard, & C. Nieto, 2006. Ephemeroptera of South America.
- Dudgeon, D., 1997. Life histories, secondary production, and microdistribution of heptageniid mayflies (Ephemeroptera) in a tropical forest stream. *Journal of Zoology* 240: 341–361.
- Dudgeon, D., 2000. the Ecology of Tropical Asian Rivers and Streams in Relation To Biodiversity Conservation Annual Review of Ecology and Systematic. : 239–263.
- Firmiano, K. R., R. Ligeiro, D. R. Macedo, L. Juen, R. M. Hughes, & M. Callisto, 2017. Mayfly bioindicator thresholds for several anthropogenic disturbances in neotropical savanna streams. *Ecological Indicators Elsevier Ltd* 74: 276–284.
- Göthe, E., D. Angeler, & S. Gottschalk, 2013. The influence of environmental, biotic and spatial factors on diatom metacommunity structure in Swedish headwater streams. *PloS one* 8: e72237.
- Grönroos, M., J. Heino, T. Siqueira, V. L. Landeiro, J. Kotanen, & L. M. Bini, 2013. Metacommunity structuring in stream networks: roles of dispersal mode, distance type, and regional environmental context. *Ecology and Evolution* 3: 4473–4487.
- Heino, J., 2012. The importance of metacommunity ecology for environmental assessment research in the freshwater realm. *Biological Reviews* 88: 166–178.
- Heino, J., A. S. Melo, & L. M. Bini, 2015. Reconceptualising the beta diversity-environmental heterogeneity relationship in running water systems. *Freshwater Biology* 60: 223–235.
- Humphries, P., H. Keckeis, & B. Finlayson, 2014. The River Wave Concept: Integrating River Ecosystem Models. *BioScience* 64: 870–882, <https://academic.oup.com/bioscience/article-lookup/doi/10.1093/biosci/biu130>.
- INMET, 2016 Instituto Nacional de Metereologia, Brasil. Disponível em: <http://www.inmet.gov.br/portal/> Acesso em: 05.11. 2016.

- Kärnä, O.-M., M. Grönroos, H. Antikainen, J. Hjort, J. Ilmonen, L. Paasivirta, & J. Heino, 2015. Inferring the effects of potential dispersal routes on the metacommunity structure of stream insects: as the crow flies, as the fish swims or as the fox runs?. *Journal of Animal Ecology* 84: 1342–1353.
- Larned, S. T., T. Datry, D. B. Arscott, & K. Tockner, 2010. Emerging concepts in temporary-river ecology. *Freshwater Biology* 55: 717–738.
- Legendre, P., & E. D. Gallagher, 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 2001: 271–280.
- Legendre, P., M. De Cáceres, & D. Borcard, 2010. Community surveys through space and time: testing the space–time interaction in the absence of replication. *Ecology* 91: 262–272.
- Legendre, P. & L. L., 2012. *Numerical Ecology. Developments in Environmental Modelling.*
- Legendre, P., & O. Gauthier, 2014. Statistical methods for temporal and space – time analysis of community composition data. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*.1-9.
- Leibold, M. A., M. Holyoak, N. Mouquet, P. Amarasekare, J. M. M. Chase, M. F. F. Hoopes, R. D. Holt, J. B. B. Shurin, R. Law, D. Tilman, M. Loreau, A. Gonzalez, E. Letters, & M. A. Leibold, 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7: 601–613.
- Lewis, S. L., P. M. Brando, O. L. Phillips, G. M. F. van der Heijden, & D. Nepstad, 2011. The 2010 Amazon Drought. *Science* 331: 554–554.
- Luizão, F. J., W. E. Magnusson, F. R. C. Costa, W. F. Laurance, J. J. Toledo & H. Vasconcelos, 2013. Impactos Antrópicos no Ecosistema de Floresta Tropical. In Tabarelli, M., C. F. D. Rocha, H. P. Romanowski, O. Rocha & L. D. Lacerda, PELD–CNPq Dez Anos do Programa de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração no Brasil: Achados, Lições e Perspectivas. Ed. Universitária, Recife, 59-88.
- Marimon, B. S., J. M. Felfili, E. D. S. Lima, W. M. Gonçalves & B. H. Marimon-júnior, 2010. Environmental determinants for natural regeneration of gallery forest at the Cerrado / Amazonia boundaries in Brazil. *Acta Amazonica*, vol. 40, no. 1, p. 107-118.
- Massariol, F. C., L. R. C. Lima, U. D. S. Pinheiro, L. L. Queiroz, L. G. Oliveira, & F. F. Salles, 2012. Two-winged Cloeodes in Brazil : New species , stage description , and key to South American species. *Science* 13: 60.

- Meir, P., P. M. Brando, D. Nepstad, S. Vasconcelos, A. C. L. Costa, E. Davidson, S. Almeida, R. A. Fisher, E. D. Sotta, D. Zarin, & G. Cardinot, 2009. The effects of drought on Amazonian rain forests *Geophysical Monograph Series.* : 429–449.
- Merritt, R. W., & K. W. Cummins, 2006. *An introduction to the aquatic insects of North America.*
- Minshall, G. W., 1984. Aquatic insect-substratum relationships. In Resh, V. H. & D. M. Rosenberg (eds), *The Ecology of Aquatic Insects.* Praeger Scientific, NY: 358–400.
- Nolte, U., R. S. Tietbohl, & W. P. McCafferty, 1996. A mayfly from tropical Brazil capable of tolerating short-term dehydration. *Journal North American Benthological Society* 15: 87–94.
- Patrick, C. J., & C. M. Swan, 2011. Reconstructing the assembly of a stream-insect metacommunity. *Journal of the North American Benthological Society* 30: 259–272.
- Peck, D., A. Herlihy, B. Hill, R. Hughes, P. Kaufmann, D. Klemm, J. Lazorchak, F. McCormick, S. Peterson, P. Ringold, T. Magee, & M. Cappaert, 2006. *Environmental Monitoring and Assessment Program-Surface Waters Western Pilot Study: Field Operations for Wadeable Streams.* US Environmental Protection Agency, Office Research and Development, Washington,DC, EPA/620/R – 06/003.
- Peel, M. C., B. L. Finlayson, & T. A. McMahon, 2007. World Map of the Köppen-Geiger climate classification updated. *Meteorologische Zeitschrift* 11: 1633–1644.
- Phillipsen, I. C., & D. A. Lytle, 2013. Aquatic insects in a sea of desert: population genetic structure is shaped by limited dispersal in a naturally fragmented landscape. *Ecography* 36: 731–743.
- Pires, R., L. K. Lisboa, A. Luiza, L. Da, M. M. Petrucio, & A. E. Siegloch, 2015. Levantamento taxonômico e caracterização do hábitat de insetos aquáticos em Unidades de Conservação de uma ilha subtropical. 28: 57–67.
- Rosenberg, D. M. & V. M. Resh, 1993 *Freshwater biomonitoring and benthic macroinvertebrates.* Chapman & Hall, New York.
- Salles, F.F. & Lugo-Ortiz, C. R., 2002. A distinctive new species of *Apobaetis* (Ephemeroptera: Baetidae) from Mato Grosso and Minas Gerais, Brazil. *Zootaxa* 6: 1–6.
- Salles, F. F., E. R. Da-Silva, M. D. Hubbard, & J. E. Serrão, 2004. As espécies de Ephemeroptera (Insecta) registradas para o Brasil. *Biota Neotropica* 4: 1–34.
- Salles, F. F., 2006. *A Ordem Ephemeroptera no Brasil (Insecta): Taxonomia e Diversidade.* Universidade Federal de Viçosa.

- Salles, F. F., & E. Dominguez, 2012. Systematics and Phylogeny of Ulmeritus- Ulmeritoides revisited (Ephemeroptera : Leptophlebiidae). *Zootaxa* 49–65.
- Salles, F. F. 2016. Lista das espécies de Ephemeroptera registradas para o Brasil. Disponível em: <<http://ephemeroptera.br.googlepages.com/home>>. Acesso em: 12.12.2016.
- Sheldon, F., S. E. Bunn, J. M. Hughes, A. H. Arthington, S. R. Balcombe, & C. S. Fellows, 2010. Ecological roles and threats to aquatic refugia in arid landscapes: dryland river waterholes. *Marine and Freshwater Research* 61: 885.
- Shimano, Y., H. S. R. Cabette, F. F. Salles, & L. Juen, 2010. Composição e distribuição da fauna de Ephemeroptera (Insecta) em área de transição Cerrado-Amazônia, Brasil. *Iheringia. Série Zoologia* 100: 301–308.
- Shimano, Y., F. F. Salles, L. R. R. Faria, H. S. R. Cabette, & D. S. Nogueira, 2012. Distribuição espacial das guildas tróficas e estruturação da comunidade de Ephemeroptera (Insecta) em córregos do Cerrado de Mato Grosso, Brasil. *Iheringia. Série Zoologia* 102: 187–196.
- Shimano, Y., L. Juen, F. F. Salles, D. S. Nogueira, & H. S. R. Cabette, 2013. Environmental and spatial processes determining Ephemeroptera (Insecta) structures in tropical streams. *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology* 49: 31–41.
- Snyder, R. E., 2006. Multiple risk reduction mechanisms: can dormancy substitute for dispersal?. *Ecology Letters* 9: 1106–1114.
- Souza, H. M. S., H. S. R. Cabette, L. Juen, 2011. Baetidae (Insecta, Ephemeroptera) em córregos do cerrado matogrossense sob diferentes níveis de preservação ambiental. *Iheringia Série Zoologia* 101:181–190
- Stanley, E. H., S. G. Fisher, & N. B. Grimm, 1997. Ecosystem expansion and in streams contraction desert streams vary in both space and time and fluctuate dramatically in size. *Bioscience* 47: 427–435.
- Strahler, A. N. 1957. Quantitative classification of watershed geomorphology. *Transactions of the American Geophysical Union* 38:913–920.38, 913–920.
- Stubington, R., & T. Datry, 2013. The macroinvertebrate seedbank promotes community persistence in temporary rivers across climate zones. *Freshwater Biology* 58: 1202–1220.

- Stubbington, R., A. M. Greenwood, P. J. Wood, P. D. Armitage, J. Gunn, & A. L. Robertson, 2009. The response of perennial and temporary headwater stream invertebrate communities to hydrological extremes. *Hydrobiologia* 630: 299–312.
- Taylor, J. M., & J. H. Kennedy, 2006. Life History and Secondary Production of *Caenis latipennis* (Ephemeroptera: Caenidae) in Honey Creek, Oklahoma. *Annals of the Entomological Society of America* 99: 821–830.
- Thorp, J. H., M. C. Thoms, & M. D. DeLong, 2006. The riverine ecosystem synthesis: Biocomplexity in river networks across space and time. *River Research and Applications* 22: 123–147.
- Warner, R. R., & P. L. Chesson, 1985. Coexistence mediated by recruitment fluctuations: a field guide to the storage effect. *The American Naturalist* 125: 769–787.
- Weigel, B. M., L. Wang, P. W. Rasmussen, J. T. Butcher, P. M. Stewart, T. P. Simon, & M. J. Wiley, 2003. Relative influence of variables at multiple spatial scales on stream macroinvertebrates in the Northern Lakes and Forest ecoregion, U.S.A. *Freshwater Biology* 48: 1440–1461.
- Wiggins, G., R. Mackay, & I. Smith, 1980. Evolutionary and ecological strategies of animals in annual temporary pools. *Archiv für Hydrobiologie supplement.* , 97–206.

Material Suplementar

Tabela MS1- Definição de termos usados no texto.

Termo	Definição
Estrutura da comunidade	Um termo geral usado para descrever as características da comunidade resultantes dos processos envolvidos na sua formação (por exemplo, riqueza de espécies, abundância e composição).
Metacomunidade	Um conjunto de comunidades locais que estão ligadas pela dispersão de múltiplas espécies interagindo (Leibold et al., 2004)
Metapopulação	Um grupo de várias populações locais interligadas pela emigração e imigração (Gotelli, 2009).
Dinâmica de metacomunidade	Consiste na interação da dinâmica espacial, dinâmica temporal e dinâmica da comunidade (ver Leibold et al., 2004)
Ordenação de espécie	Mecanismo da metacomunidade, em que a abundância de espécies podem estar ligadas à disponibilidade de recursos no ambiente (filtragem ambiental) e a habilidade da espécie aproveitar um determinado habitat.
Dinâmica de manchas	Manchas de habitat que podem estar ocupados ou desocupados por populações. A diversidade de espécies locais é limitada pela dispersão e a dinâmica espacial é dominada pela extinção local e pela colonização (Leibold et al., 2004).
Efeito de massa	Mecanismos em que há fluxo de indivíduos devido as diferenças no tamanho da população (ou densidade) em diferentes manchas (Shmida & Wilson, 1985).
Dinâmica Neutra	Uma perspectiva que prevê flutuações nas populações devido a variações nas taxas de natalidade e mortalidade, aliadas a dispersão de indivíduos entre comunidades. Todas as espécies são equivalentes em sua capacidade competitiva, migração e aptidão (Hubbell, 2001).
Banco de sementes	Processo local que envolve a dormência de ovos de insetos aquáticos nos períodos de intermitência de riachos, que contribuem com a recolonização das populações após a retomada do fluxo em riachos intermitentes.
Efeito de armazenamento	Processo local que envolve o adensamento de indivíduos de uma única geração que contribuem com a recolonização das populações nos riachos intermitentes (ver Snyder, 2006).
Trampolins ecológicos	Poças ou riachos isolados que se conectam formando redes de refúgios permitindo a dispersão e recolonização das populações e comunidades (ver Cañedo-Argüelles et al., 2015).
Efeito resgate	Definido como a diminuição que ocorre na probabilidade de extinção quando aumenta o número de lugares ocupados e conseqüentemente, aumenta o número de indivíduos disponíveis para reforçar os tamanhos populacionais locais (Gotelli, 2009).

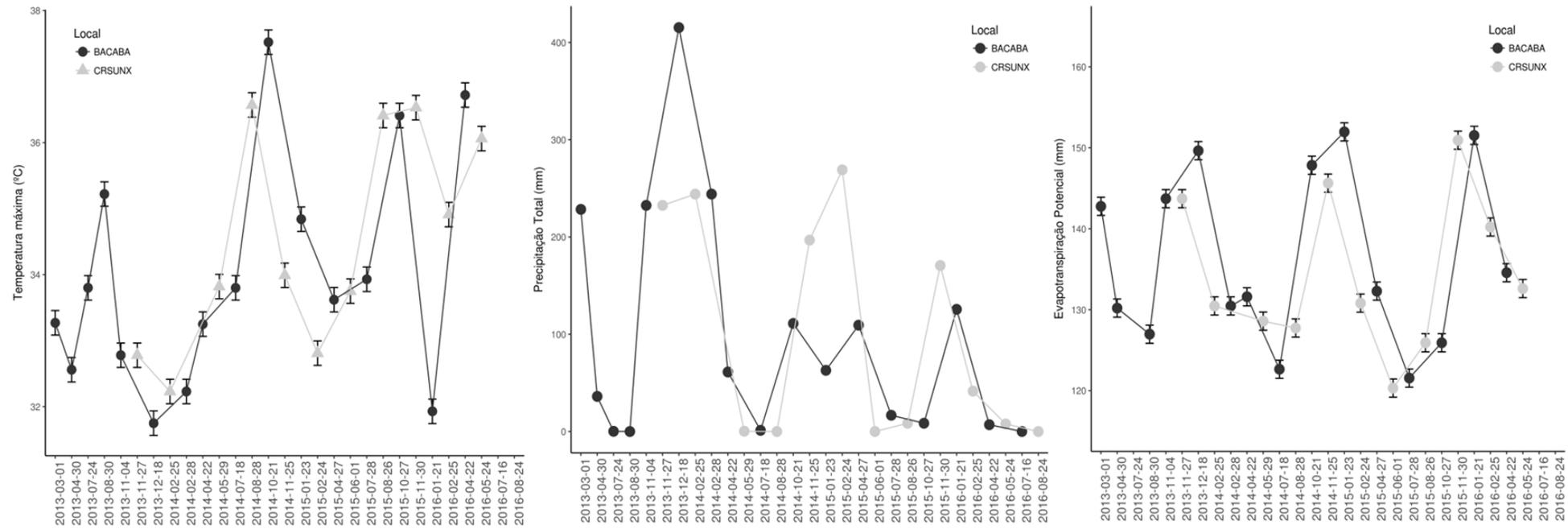
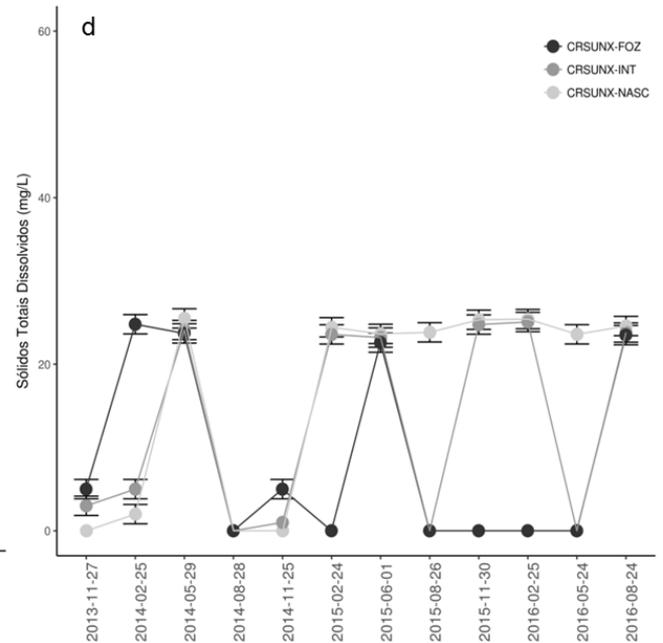
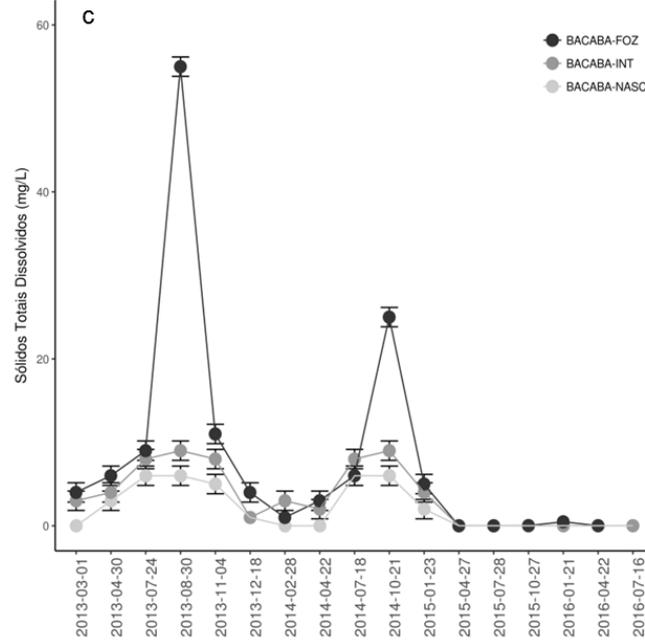
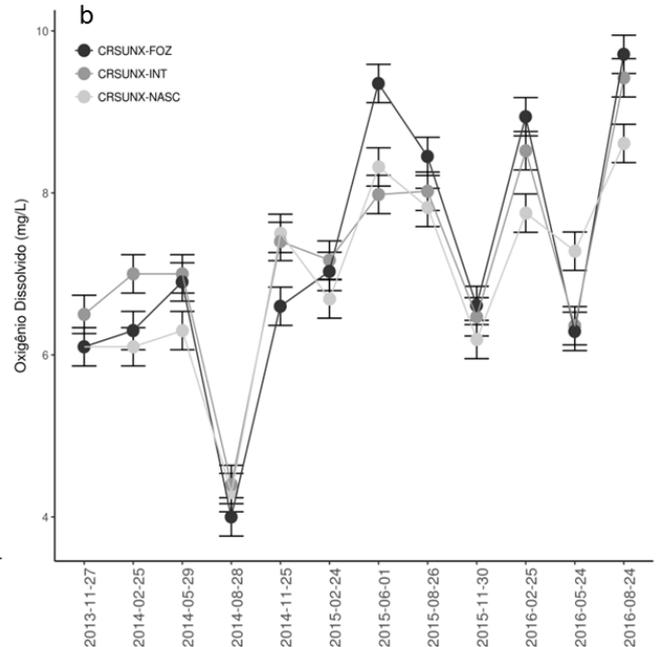
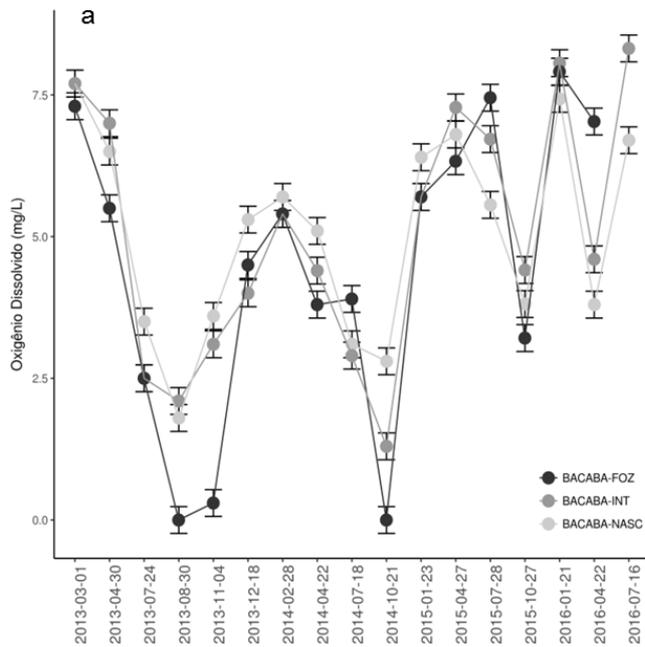
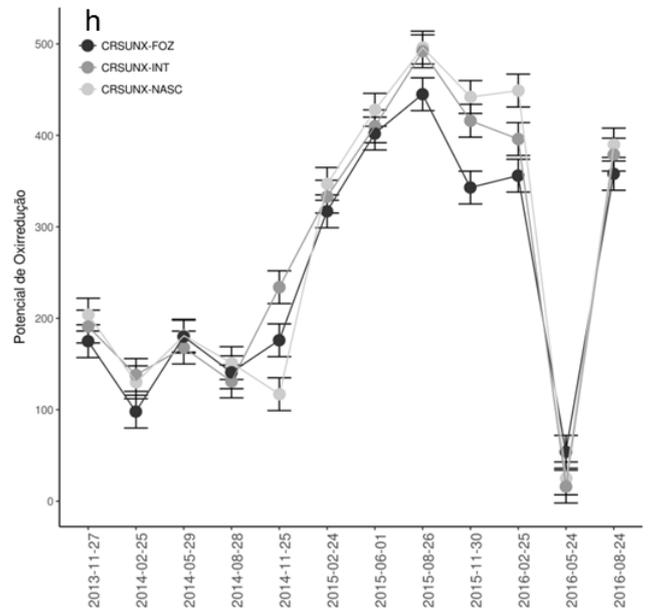
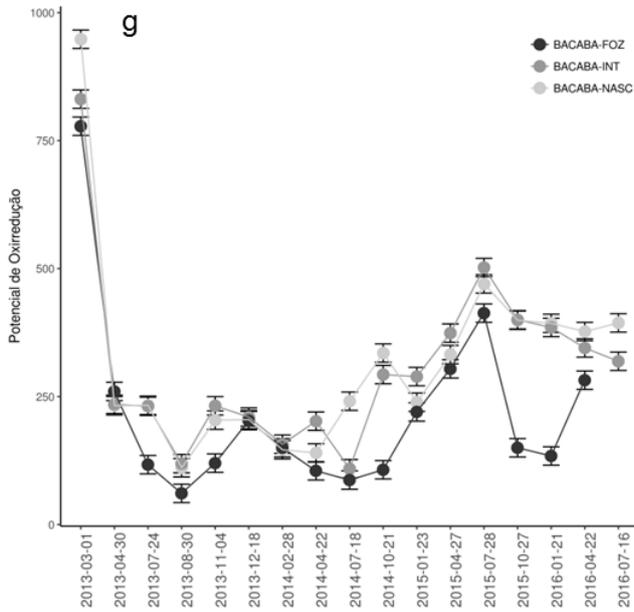
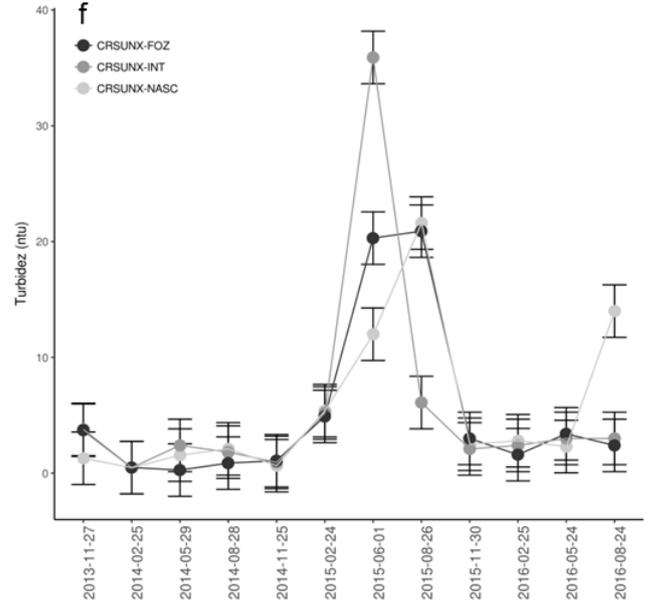
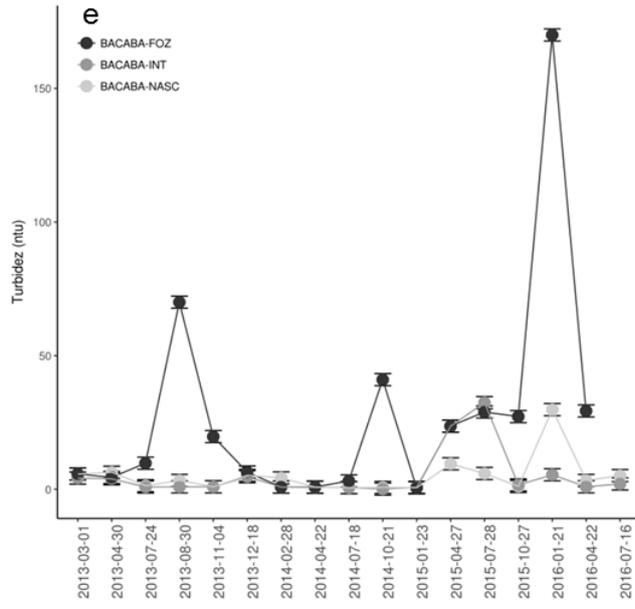


Fig. MS1 - Variação temporal dos preditores ambientais regionais (Temperatura máxima, precipitação, Evapotranspiração potencial) selecionados na prDA.





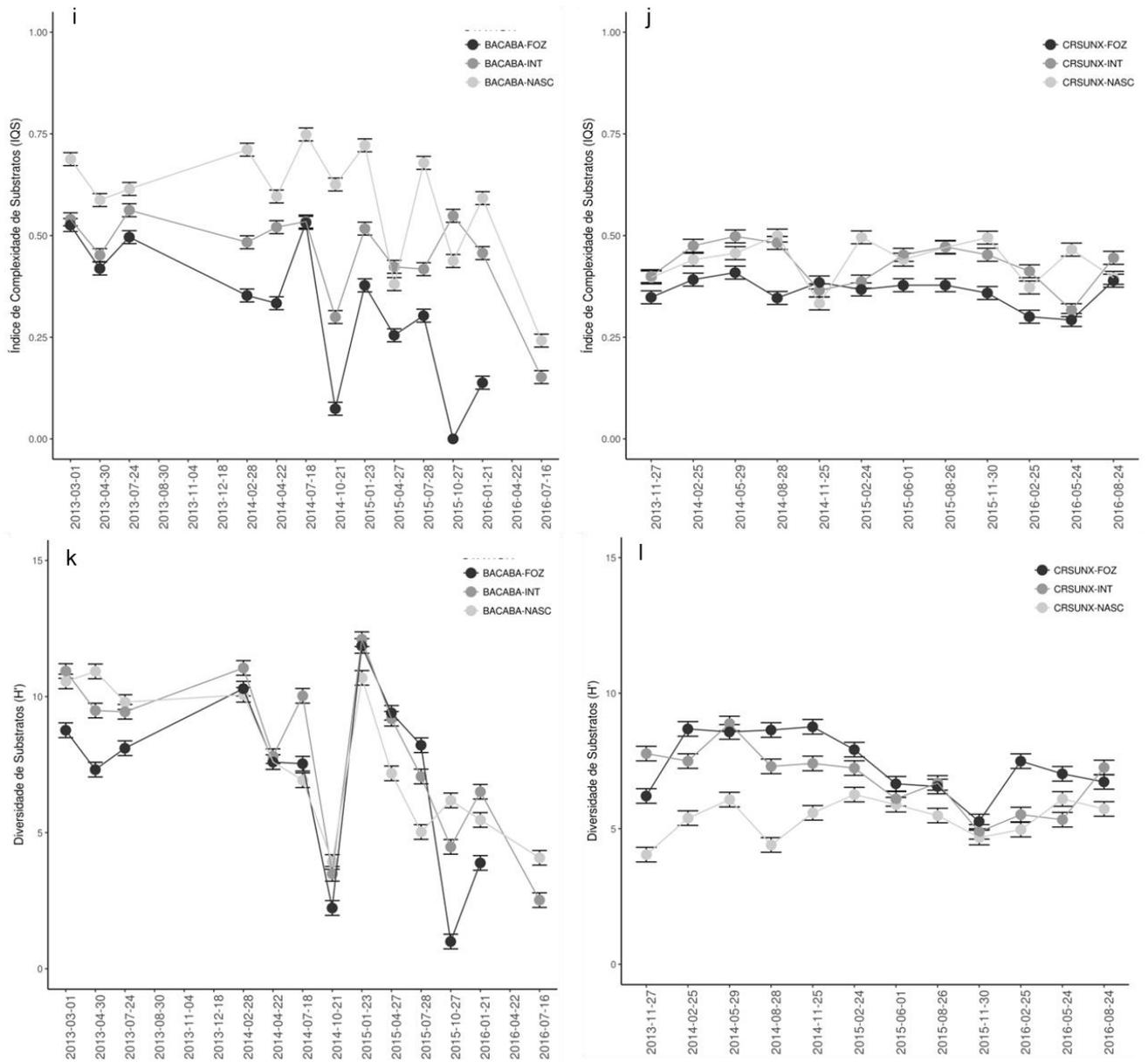


Fig. MS2 - Variação temporal dos preditores ambientais locais (OD, TDS, Turbidez, ORP, IQS, HS) selecionados para a análise de partição da variância.

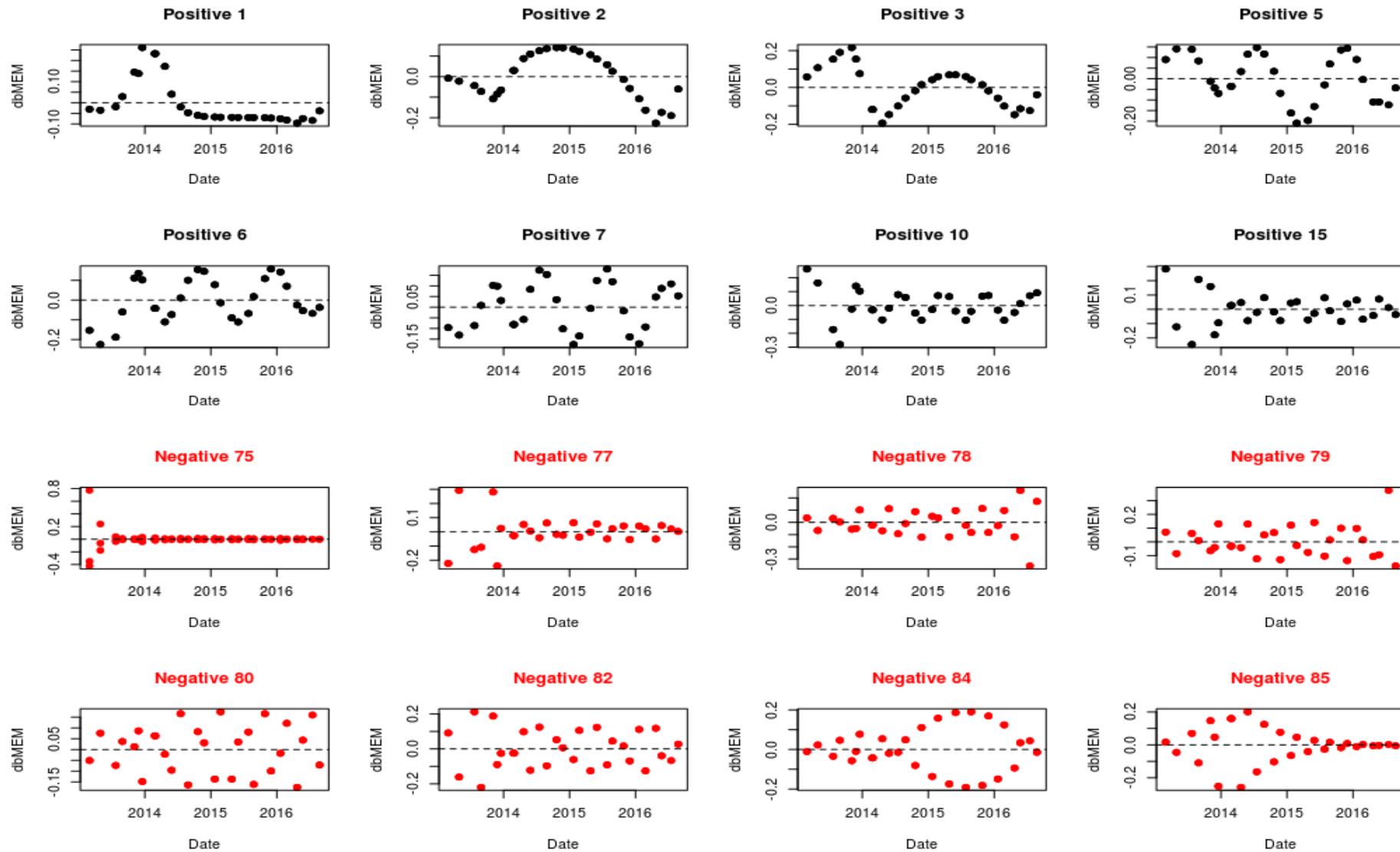


Fig. MS3 - Filtrros temporais positivos e negativos selecionados interativamente a partir dos Mapas de Autovetores de Moran baseados na distância Euclidiana das datas de amostragem.

Fig. MS4 - Estrutura da metacomunidade de Ephemeroptera representada pelos eixos significantes da Análise de Redundância (RDA) restrita por filtros temporais positivos (a e b) e negativos (c - e). Filtros espaciais positivos indicam autocorrelação temporal e convergência na estrutura das comunidades locais, enquanto que filtros temporais negativos indicam divergência nos padrões ao longo do tempo.

